

Bölüm 29

Bitki Besleme ve Topraklar

Yeraltı orkidesi

Tamamen yeraltında yaşayan bu nadir Avustralya orkidesini (*Rhizanthella gardneri*) görebilmek için üzerindeki toprak kısmen alınmıştır. Fotosentez yapamayan bu yapraksız orkide türü mikorizal mantarlar üzerinden broom honeymyrtle çalısı ile parazitik bir ilişki geliştirmiştir. Orkide ihtiyaç duyduğu besinleri mantar hifleri sayesinde fotosentez yapan çalıdan almaktadır.

Bölüm Özeti

Temel elementler

Temel Elementlerin Fonksiyonları

Toprak

Besin Döngüleri

Azot ve Azot Döngüsü

Fosfor ve Fosfor Döngüsü

Besin Döngülerine İnsan Etkisi ve Çevre Kirliliği

Topraklar ve Tarım

Bitki Besleme Bilimi

Bitkiler, hücresel aktivite ve büyüme faaliyetlerini devam ettirmek için gerekli olan karmaşık biyokimyasal reaksiyonlarda kullanmak üzere, çevrelerinden belirli ham maddeleri sağlamak zorundadır. Bitkiler metabolizma ve büyüme için ışığa ek olarak, suya ve belirli kimyasal elementlere ihtiyaç duyar. Bitkilerin evrimsel gelişmelerinin büyük bölümü söz konusu ham maddelerin etkin bir şekilde alınması ve bitkideki tüm yaşayan hücrelere dağıtılmasını içeren yapısal ve fonksiyonel değişiklikleri içerir.

Hayvanların aksine, bitkilerin besin ihtiyacı nispeten daha basittir. Uygun çevresel şartlar altında çoğu yeşil bitki fotosentez için ışık enerjisini kullanabilir ve CO₂ ve H₂O'yu ileride enerji kaynağı olarak kullanacakları organik bileşiklere çevirir. Bitkiler ayrıca ihtiyaç duydukları tüm amino asit ve vitaminleri fotosentez ürünlerinden ve azot gibi çevrelerinden aldıkları inorganik besinlerden sentezleyebilir.

Bitki besleme, temel biyokimyasal süreçler için gereken ham maddelerin dış ortamdan alımı, bu maddelerin bitki içerisinde taşınımı, metabolizma ve büyüme olaylarında kullanımını içeren bilim dalıdır.

Bitkilerde altın, gümüş, kurşun, civa, arsenik ve uranyum gibi 60'dan fazla element tanımlanmıştır. Ancak tüm bu elementlerin bitkiler için mutlak gerekli veya yararlı olduğu söylenemez. Bitkide yararlı olmayan ve hatta kadmiyum gibi potansiyel olarak toksik olan elementlerin bulunması aslında bitkinin büyüdüğü toprağın kompozisyonunun bir sonucudur (bkz. Figür 1-13). Bitkilerde bulunan kimyasal elementlerin büyük bölümü toprak çözeltisinden inorganik iyonlar olarak absorbe edilmiştir.

KONTROL NOKTALARI

Bu bölümü okuduktan sonra aşağıdakilere yanıt verebilir durumda olacaksınız:

1. Hangi elementler bitki büyümesi için temel teşkil eder ve bunların işlevleri nelerdir?
2. Besin eksiklikleri ile ilişkili olarak bilinen yaygın semptomları tanımlayınız. Bir besinin hareketliliği bununla ilişkili eksiklik semptomlarını nasıl etkiler?
3. Bitkilerin kullandığı inorganik besinlerin kaynağı nelerdir?
4. Besin döngüleri bitkiler için neden önemlidir? Azot ve fosfor döngülerinin ana bileşenleri nelerdir?
5. İnsanlar hangi yollarla besin döngülerini bozmuştur? Bitki besleme konusundaki araştırmalar tarım ve bahçecilik ile ilgili sorunların çözümüne nasıl katkı yapmaktadır?

29-1 Mikorizalar Burada *Boletus Parasiticus* fungusu'nun kızıl çam'ın (*Pinus resinosa*) kökünde kılıf şeklinde ektomikoriza oluşturduğu görünmektedir. İnce iplikli miseller köklerin uzantısı gibi görev yapar. Mikorizalar konukçu bitkilere su ve fosfor gibi temel elementlerin alınmasında katkı sağlar. Mikorizalar ayrıca patojenik mantar ve nematod tutulumuna karşı korunma sağlar. Bu çarpıcı görüntü köklerin su altında fotoğraflanması ile elde edilmiştir—resimdeki hava kabarcıkları bu durumdan kaynaklanmaktadır.

İnorganik iyonların absorpsiyonunda kök tüyleri ve mikorizaların fungal hiflerin rolü (Figür 29-1) sırasıyla Bölüm 30 ve 14'de tartışılmıştır. Bölüm 30'da köklerin iyon absorpsiyon mekanizmaları ve iyonların toprak çözeltisinden kök vasküler silindiri içindeki trake elementlerine doğru taşınımı ele alınmıştır.

Temel (esansiyel) Elementler

Henüz 1800'lü yıllarda kimyager ve bitki biyologları bitkileri analiz ederek bunların çevrelerinden bazı kimyasal elementleri absorbe ettiğini göstermiştir. Ancak absorbe edilen elementlerin bir kirlilikten mi kaynaklandığı yoksa bitkinin temel işlevlerinin bir ögesi mi olduğu hakkında görüş farklılıkları bulunmaktaydı. 1880'lerin ortalarında hidroponik—bitki köklerini bir besin çözeltisine daldırılarak topraksız ortamda büyütme tekniği—kullanılarak bitkide bulunan kimyasal elementlerden en az 10'unun normal bir büyüme için mutlak gerekli olduğu ortaya konmuştur. Bu elementlerden herhangi bir olmadığında bitkilerde karakteristik büyüme bozuklukları veya eksiklik semptomları

gözenilmiş ve çoğu zaman normal reproduksiyon (çoğalma) olmadığı belirlenmiştir. Söz konusu 10 element—karbon, hidrojen, oksijen, potasyum, kalsiyum, magnezyum, azot, fosfor, kükürt ve demir—bitki büyümesi için **temel elementler** (esansiyel elementler) olarak adlandırılmıştır. Bu elementlere ayrıca temel inorganik besinler olarak da değinilmektedir.

1900'lü yılların başında mangan'ın da temel elementlerden biri olduğu bulunmuştur. Bundan sonraki 50 yıl içerisinde, besin kültürlerindeki safsızlıkların giderilmesindeki tekniklerin gelişmesi sonucunda, beş elementin daha—çinko, bakır, klor, bor ve molibden—temel element olduğu belirlenerek toplam temel element sayısı 16'yı bulmuştur. Nikel ise onyedinci element olarak 1980'lerde listeye eklenmiştir.

Herhangi bir elementin bitki için temel bir element olup olmadığına karar vermek için iki temel kriter bulunmaktadır: (1) söz konusu elementin bitkinin yaşam döngüsünü tamamlaması (çimlenebilen tohum oluşturabilmesi) için gerekli oluşu ve/veya (2) klorofil molekülündeki magnezyum veya proteindeki azot gibi bitkideki herhangi bir temel molekül veya yapıya dahil olması. Birçok bitki beslemecinin kullandığı üçüncü bir kriter de, söz konusu elementin yokluğunda çimlenebilen tohum oluşa dahi, bu elemente özgü eksiklik semptomlarının gözlenmesidir.

Temel Elementler Makrobesinler ve Mikrobesinler'e Bölünebilir

Temel elementlerin kimyasal analizi, farklı bitki türlerinin normal büyümesi için gereksinim duyduğu çeşitli elementlerin bağıl miktarının belirlenmesi için faydalı bir yöntemdir. Hangi elementlerin hangi konsantrasyonda gerekli olduğunu saptamanın bir yolu sağlıklı bitkileri kimyasal olarak analiz etmektir. Taze olarak hasat edilen bitkiler veya bitki bölümleri bir fırında ısıtılarak suyun dışarı çıkması sağlanır ve bu işlem sonunda elde edilen **kuru madde** analiz edilir.

Tablo 29-1'de tüm vasküler bitkiler için temel (esansiyel) olduğu düşünülen 17 element ve bu elementlerin normal bitki büyüme ve gelişimi için gereken içsel konsantrasyonları listelenmiştir. Konsantrasyon değerlerinin geniş bir aralıkta dağılım göstermesi oldukça dikkat çekicidir. İlk dokuz element **makrobesin** olarak adlandırılmaktadır çünkü bu elementlere büyük miktarlarda gereksinim vardır (bir kilo kuru madde başına 1000 miligramdan fazla). Son sekiz element ise, çok az veya eser miktarlarda gereksinim olduğundan (bir kilo kuru madde başına 100 miligramdan az), **mikrobesin** veya eser element olarak adlandırılmaktadır. Bir çok iyon toprak çözeltisindeki konsantrasyondan çok daha fazla ve ayrıca çoğu zaman minimal olarak ihtiyaç duyulandan çok daha fazla oranlarda hücre içerisinde biriktirilmektedir. Bölüm 4'te tartışıldığı üzere bitki hücreleri çözünen maddeleri biriktirebilmek için enerji harcamak, başka bir deyişle çözünen maddeleri bir elektrokimyasal gradientin ters yönünde hareket ettirmek zorundadır.

Belirli bitki türleri ve taksonomik gruplar bazı elementlerin istisnai şekilde yüksek veya düşük konsantrasyonları ile karakterize edilirler (Figür 29-2). Bu durum, aynı besin ortamında yetişen bitkilerin besin içeriklerinin çok farklı olabileceğinin bir göstergesidir. Çift çenekler genelde tek çeneklerden daha fazla miktarda kalsiyum ve bor'a ihtiyaç duyarlar. Bu tür analizler bitkilerin sağlıklı şekilde yetiştirilmesi ve gübre ihtiyaçlarının karşılanması bakımından tarımsal faaliyetler için büyük önem arz eder. Belirli bitkileri tüketen çiftlik hayvanlarında potansiyel besin eksiklikleri de inorganik kimyasal analizlerle tahmin edilebilir.

Beslenme konusunda yapılan alıřmalar bazı elementlerin sadece kk bitki grupları veya belirli evresel řartlarda yetiřen bitkiler iin mutlak gerekli olduėunu gstermiřtir. Bu tr elementler **faydalı elementler** olarak anılmaktadır. En ok arařtırılan beř faydalı element alminyum (Al), kobalt (Co), sodyum (Na), selenyum (Se) ve silikon (Si)'dur. Yerkabuėunda en ok bulunan nc element olan alminyum'un yksek oranları bitki ve hayvanlar iin toksiktir. Ancak bazı bitkiler iin dřk konsantrasyonda faydalı olabilir, rneėin ay bitkisinde (*Camellia sinensis*) antioksidan enzim aktivitesini indkler. Dokularında yksek oranda alminyum biriktiren bitkiler bunu otoburları caydırmak iin kullanıyor olabilir. Fazla yaygın olmayan kobalt (toprakta 15 ile 25 milyonda bir kısım veya ppm) yonca (*Medicago sativa*) gibi baklagillerce faydalanılabilir. Aslında kobalt'a ihtiya duyan yonca deėil, yonca kknde simbiyotik olarak yařayan azot-baėlayan bakterilerdir. Sodyumun bazı halofitler (bkz. sayfa 703'deki makale) ile C4 veya CAM fotosentetik yollarını kullanan bitkiler iin (bkz. Blm 7) temel element olduėu, selenyumun (tipik toprak dzeyi 1 ppm'nin altında) ise bu elementi yksek oranlarda biriktiren bitkilerde temel olmasa da faydalı bir element olduėu bilinmektedir. Yer kabuėunun % 25 kadarını oluřturan silikon bitkilerin nemli bir gesidir. Bu gne kadar sadece atkuyruėu (Figr 29-2b), papirsgiller ve otlarda temel element olduėu kanıtlanabilmiřtir. Silikon epidermal hcre duvarlarında ve subepidermal hcreler arası bořluklarda birikerek sap ve yaprakta detek oluřturur ve ayrıca bceklere, patojenik mantar ve bakterilere diren saėlar.

Temel Elementlerin iřlevleri

Bitkilerde bulunan temel elementler yapısal, dzenleyici ve iyonik dahil bir ok role sahiptir. rneėin azot ve kkrt protein ve koenzimlerin nemli bir bileřeni, magnezyum ise klorofil moleklnn yapısında yer almakla birlikte bir ok enzimin aktivitesi iin gereklidir. Kalsiyum, potasyum iyonları ve bazı anyonların (sayfa 658) iyonik gradiyenti ile dzenlenen stomatal aılıř ve kapanıřları kontrol eden nemli bir ikincil habercidir. Tm besinlerin iyi bilinen belirli iřlevleri bulunmaktadır (Tablo 29-2) ve besinlerin ortamda yetersiz olduėu durumda iřlevleri de bozulmaktadır. Besinler ok nemli srelerde yer aldıklarından bunların eksikliėi bitki dokularında bir ok yapısal ve iřlevsel olayı etkilemektedir.

Besin Eksikliėi Belirtileri Temel Elementin iřlevine ve Mobilitesine (Hareketliliėine) Baėlıdır

İyi bilinen bir ok besin elementi eksiklik belirtisi kolay gzlenebildiėi iin bitki yeřil aksamında tanımlanmıřtır. Bu belirtiler sap ve yapraklarda bodur geliřim, dokularda lokal l alanlar (nekroz) ve yaprakların klorofil kaybı nedeni ile sararması (kloroz) řeklinde ortaya ıkabilir (Figr 29-3). Temel element eksikliėinde gzlenen belirtiler sadece bu elementin bitkideki rolne deėil, aynı zamanda bitki ierisindeki hareketliliėine de baėlıdır. Besin elementi hareketliliėi floem de yařlı blgelerden gen blgelere (yapraklara) besin tařınmasının greceli olarak kolay olup olmaması ile iliřkilidir.

rneėin klorofil moleklnn temel bir blmn oluřturan magnezyumu ele alalım. Magnezyum olmadan klorofil oluřturulamaz ve bu da kloroza neden olur. Magnezyum eksikliėi olan bitkilerde tipik olarak yařlı yapraklardaki kloroz gen yapraklardan daha řiddetli řekilde ortaya ıkar. Bu durum bitkilerin besin elementlerini en ok ihtiya duyulan yere, rneėin yařlı yapraklardan gen yapraklara mobilize etmesinden kaynaklanır. Magnezyumun yařlı yapraklardan gen yapraklara geiři aynı zamanda magnezyum'un floem mobilitesine baėlıdır. Floemde kolayca hareket eden elementlere **floem-mobil** denilmektedir. Magnezyumun yanısıra fosfor, potasyum ve azot da floem-mobildir. Bor, demir ve kalsiyum gibi diėer elementler greceli olarak immobilken, bakır, mangan, molibden, kkrt

ve çinko genelde orta düzeyde mobiliteye sahiptir. Floem-mobil elementlerin eksiklik belirtileri öncelikle yaşlı yapraklarda ortaya çıkarken floem-immobile elementlerinki ise öncelikle genç yapraklarda gözlenir. Bazı yaygın besin eksikliği belirtileri Tablo 29-2’de verilmiştir. Bu tablo, fotosentez sırasında primer olarak CO₂ ve H₂O’dan elde edilen ve bitkide organik bileşiklerin başlıca bileşeni olan makrobesinlerden karbon, oksijen ve hidrojeni içermemektedir.

Tablo 29-2 Temel Mineral Elementler: İşlevleri ve Eksiklik Belirtileri

Element	İşlev	Eksiklik Belirtisi
Makrobesinler		
Azot	Amino asit, protein, nükleotid, nükleik asit, klorofil, koenzim gibi moleküllerin bileşeni	Özellikle yaşlı yapraklarda genel kloroz; bazı durumlarda yaprak tamamen sararır; bazı bitkilerde antosiyanin birikimine bağlı olarak mor renklenme oluşur
Potasyum	Ozmotik ve iyon dengesinde, stomatanın açılıp kapanmasında görev alır, çoğu enzimin kofaktörüdür	Uç ve kenarlarında nekrotikleşmiş dokular bulunan benekli yada klorozlu yapraklar; zayıf ve ince saplar; daha çok yaşlı yapraklarda gözlenen etkiler
Kalsiyum	Hücre duvarının orta lamel bileşenidir; enzim kofaktörüdür; hücresel membran geçirgenliğinde görev alır; sinyal iletiminde ikincil mesajcıdır	Yeşil aksam ve kök uçları ölür; genç yapraklar önce bükülür sonra uç ve kenardan başlayıp geriye doğru ölür ve ucu kesilmiş gibi bir görüntü oluşur
Magnezyum	Klorofil molekülünün bileşeni; çoğu enzimin aktifleştiricisi	Benekli yada klorozlu yapraklar; kırmızı renk alabilir; bazen nekrotik noktalar; yaprak uç ve kenarları yukarı kalkmış; çoğunlukla yaşlı yapraklar etkilenmiştir; saplar zayıftır
Fosfor	Enerji taşıyan fosfatlı bileşiklerin (ATP ve ADP), nükleik asitlerin, bazı koenzimlerin ve fosfolipidlerin bileşenidir	Bitkiler koyu yeşildir, çoğu zaman antosiyanin birikiminden dolayı kırmızı yada mor olabilir; büyümenin ilerleyen dönemlerinde saplar bodur kalır; en yaşlı yapraklar koyu kahve rengine dönerek ölür
Kükürt	Bazı amino asit ve proteinlerin ve aynı zamanda koenzim A’nın bileşenidir	Genç yapraklarda damar ve damarlar arasında açık yeşil renk oluşumu; azot eksikliğinde yaşlı yapraklardakinden ziyade olgun ve genç yapraklarda kloroz başlangıcı
Mikrobesinler		
Klor	Ozmotik ve iyon dengesinde görev alır; oksijen üreten fotosentetik reaksiyonlarda gereklidir	Klorotik ve nekrotik bölgeleri olan solgun yapraklar; yapraklar bronz rene dönebilir; köklerde kısalık ve uçlarda kalınlaşma
Demir	Klorofil sentezinde gereklidir; sitokrom ve nitrogenaz bileşenidir	Genç yapraklarda damarlar arası kloroz; saplar kısa ve zayıf
Bor	Ca ⁺² kullanımı, nükleik asit sentezi ve membran stabilitesine etki yapar, hücre duvarının stabilitesi ile ilişkilidir	İlk belirti kök uçlarında uzamanın durmasıdır; genç yapraklarda taban açık yeşildir; yapraklar kıvrılır ve sürgün uçları kurur
Mangan	Bazı enzimlerin aktivatörüdür; kloroplast membranının stabilitesi ve fotosentezde oksijen salınımı için gereklidir	Öncelikle türe bağlı olarak genç veya yaşlı yapraklarda damarlar arası kloroz ve bunu takiben damarlar arası nekrotik noktalar; kloroplastların tilakoid membranlarında

		düzensizlik
Çinko	Birçok enzimin aktivatörü veya bileşeni	Yaprak boyutu ve boğum aralarında azalma; genelde yaprak kenarında bükülme; damarlar arası kloroz
Bakır	Yükseltgenme ve indirgenme olaylarında rol oynayan bazı enzimlerin aktivatör veya bileşeni	Genç yapraklar koyu yeşil, kıvrık, şekilsiz ve genelde nekrotik noktalı
Nikel	Azot metabolizmasında işlevi olan enzimin bileşenidir	Yaprak uçlarında nekrotik noktalar
Molibden	Azot bağlanması ve nitrat indirgenmesinde gereklidir	Yaşlı yapraklarda başlayan ve sonrasında genç yapraklara ilerleyen damarlar arası kloroz; damarlar arasında başlayan ve zamanla tüm dokulara ilerleyen nekroz

Toprak

Toprak bitkilerin başlıca beslenme ortamıdır. Toprak bitkilere fiziksel olarak destek olmakla kalmaz, aynı zamanda inorganik besinleri, suyu ve kök sistemleri için uygun gaz ortamını da sağlar. Tarla bitkilerinin beslenmesinin planlanmasında toprakların orijini ve bitki büyüme gereksinimleri ile ilişkili kimyasal ve fiziksel özelliklerinin iyi anlaşılması oldukça önemlidir.

29-3 Kloroz Mineral eksikliğinden kaynaklanan klorofil kaybı veya klorofil oluşumundaki azalma kloroz olarak bilinmektedir. **(a)** Mısırdaki (*Zea mays*) floem-mobil bir element olan magnezyum eksikliği. Yaşlı yapraklar genç yapraklardan daha fazla etkilenmiştir çünkü genç yapraklar yaşlı yapraklardaki magnezyum ile beslenebilmektedir. **(b)** Floem-immobil olduğu bilinen demirin eksikliğinde Sorgum (*Sorghum bicolor*) bitkisinin görünümü.

29-4 İpliksi Kökler Çim türlerinin ipliksi kök sistemleri çayır toprağını sarmalayarak erozyonla kaybolmasını engeller.

Kayaçların Ayrışması Bitkilerin Kullandığı İnorganik Besinleri Oluşturur

Yer küre çoğu zaman mineral formunda bulunan ve doğal yollarla oluşmuş 92 elementten meydana gelmiştir. Mineraller doğal yollarla oluşmuş ve genelde iki veya daha fazla elementin ağırlıkça belli oranda bulunduğu inorganik bileşiklerdir. Kuvars (SiO_2), kalsit (CaCO_3) ve kaolinit ($\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$) minerallere birer örnektir.

Yer kabuğunda bulunan mineral ve kayaçların fiziksel olarak parçalanması ve kimyasal bozunumu ayrışma prosesini oluşturur. Toprakların oluştuğu inorganik yapı ayrışma proseslerinin sonucunda meydana gelir. Ayrışma, kayaçların ısınma ve soğuması sonucu oluşan genleşme ve büzülmelemlerden dolayı fiziksel parçalanma şeklinde başlayabilir. Su, rüzgar ve buzulların etkisi ile taşınan kayaç parçaları birbirlerine çarparak kırılır ve giderek daha küçük parçalara bölünürler.

Topraklar aynı zamanda organik materyal de içerir. Işık ve sıcaklık koşulları elverişli olduğunda bakteri, mantar, alg ve yosunların yanında bazı vasküler bitkiler, ayrışan kayaç ve minerallerin üzerinde yaşam alan bulabilir. Büyüyen kökler de kayaçları böle bilir, bitki ve hayvanların zamanla ayrışan dokuları da zaman içerisinde birikerek organik maddeye dönüşür. Sonuçta büyük bitkiler gelerek yaşam alanı bulur, kök sistemleri ile toprağı sabitleyerek erozyonla kaybını önler (Figür 29-4) ve böylelikle yeni bir topluluk oluşur.

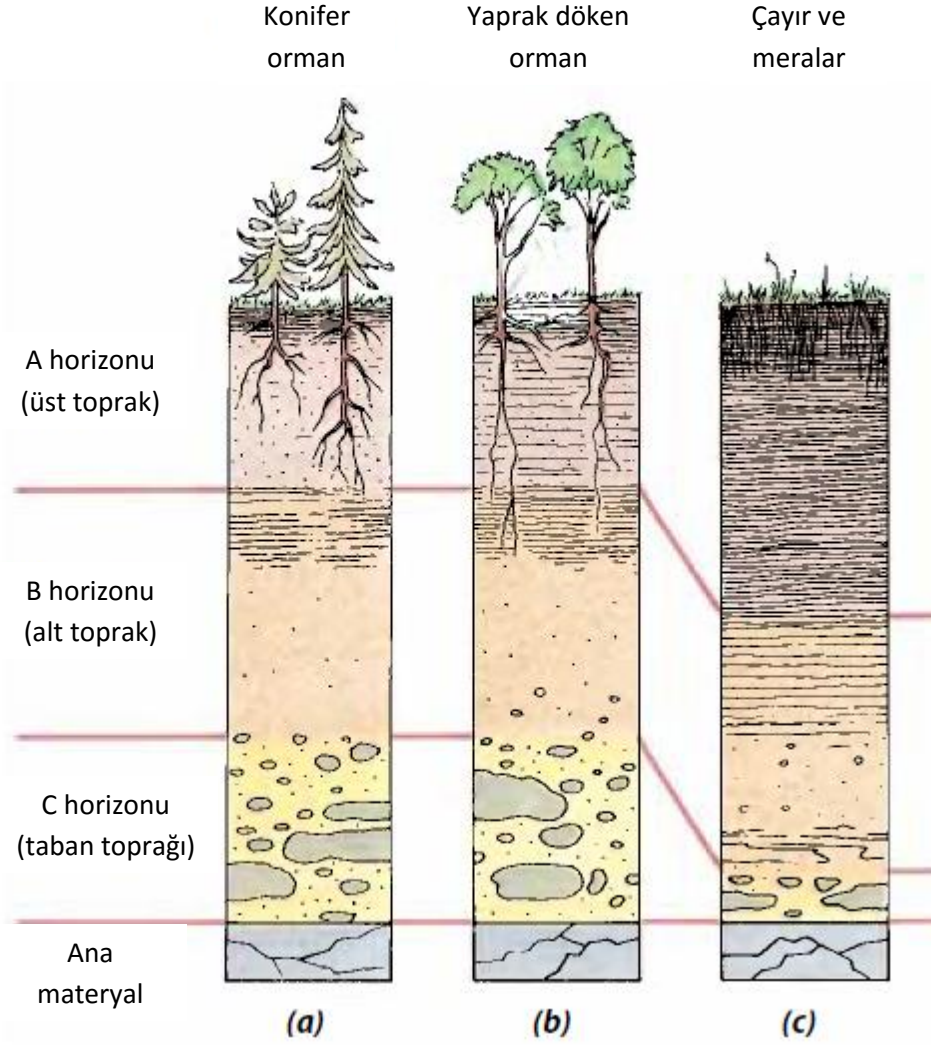
Topraklar Horizon Adı Verilen Katmanlardan Oluşmuştur

Toprağın dikey kesiti incelendiğinde renk, canlı ve ölü organik madde miktarı, porozite, strüktür ve ayrışma düzeyinde varyasyon olduğu gözlenebilir. Bu varyasyonlar genellikle birbirinden belirgin şekilde ayrılan ve toprak bilimcilerin **horizon** olarak adlandırdığı katmanları oluşturur. En azından –A, B ve C olarak adlandırılan- üç farklı horizon ayırt edilebilir.

A horizonu (bazen “üst toprak” olarak anılır) en fazla fiziksel, kimyasal ve biyolojik aktivitenin olduğu en üst bölgedir. A horizonu ölü yada canlı olsun en fazla organik maddenin bulunduğu yerdir. **Humus** –koyu renkli kolloidal organik parçalanma ürünleri- bu horizonunda birikmektedir. Bitki kökleri, böcekler ve diğer küçük artropodlar, yer solucanları, protistler, nematod ve dekompoze edici organizmaları içeren tamamen canlı bir ortamdır (Figür 29-6).

B horizonu (bazen “alt toprak” olarak anılır) bir birikim bölgesidir. Suyun aşağı yönlü hareketi ile A horizonundan B horizonuna doğru yıkanarak biriken materyaller arasında demir oksit, kil parçacıkları ve az miktarda organik madde sayılabilir. B horizonu, üzerindeki A horizonundan çok daha az organik madde içerir ve daha az ayrışmıştır. Çoğu zaman insan aktivitesi, toprak işleme olaylarının bir sonucu olarak A ve B horizonlarını birbirine karıştırıp bir Ap (“p” harfi “plow-pulluk-“ kelimesinin kısaltmasıdır) horizonunun oluşmasına neden olur.

C horizonu veya toprağın tabanı, üst horizonlardaki gerçek toprağı oluşturan parçalanmış ve ayrışmış kayaç ve mineralleri içerir.



29-5 Üç temel toprak tipi (a) Kuzey bölgelerin konifer ormanlarının döküntüleri asitlidir ve çok yavaş ayrışır, toprakta çok az humus oluşabilir, oldukça asitlidir ve mineralleri yıkanmış durumdadır. **(b)** Yaprğını döken orman ağaçlarının bulunduğu serin ve ılıman yerlerde ayrışma daha hızlı, yıkanma az ve toprak daha verimlidir. Bu tür topraklar genelde tarımda kullanılmaktadır, ancak bu toprakların kireç (asitliği gidermek için) ve gübre kullanarak hazırlanması gerekir. **(c)** Çayır ve mera alanlarında toprak üstündeki bitkisel materyalin tamamına yakını ve köklerin çoğu her yıl ölür ve büyük miktarlarda organik madde sürekli olarak toprağı geri döner. Bunun yanında ince bölünmüş kökler yaygın biçimde toprağı nüfuz eder. Sonuçta genelde siyah renkli ve üst toprağıın bazen bir metreyi aşan derinliğe sahip olduğı oldukça verimli topraklar oluşur. Doğal topraklarda, özellikle de orman topraklarında A horizonunun üzerinde henüz ayrışmakta olan bitkisel döküntüler bulunduğı bir katman vardır. Söz konusu katman O horizonu olarak adlandırılır.

Topraklar Katı Madde ve Por Boşluklarından Oluşmuştur

Toprak parçacıklarının etrafındaki boşluklara por boşluğu denmektedir. Por boşlukları toprağıın mevcut nem durumuna göre farklı oranlarda hava ve su ile doldurulmuş durumdadır. Toprak suyu genelde toprak parçacığıının yüzeyinde bir film tabakası olarak bulunur. Topraktaki kayaç ve mineral parçacıkları, çıplak gözle bile görülebilen kum tanelerinden, güçlü ışık mikroskopları ile dahi zor

görülebilen kil taneciklerine değin farklı boyutlarda bulunabilir. Aşağıdaki sınıflandırmada toprak parçacıkları büyüklüklerine göre sıralanmıştır:

<u>Parçacık</u>	<u>Çap (mikron metre)</u>
Kaba kum	200 – 2000
İnce kum	20 – 200
Silt	2 – 20
Kil	<2

Topraklar farklı büyüklükteki parçacıkların karışımından oluşur ve bu parçacıkların karışım içerisindeki oranlarına göre farklı tekstürel sınıflara ayrılır. Örneğin, yüzde 35 veya daha az kil ve yüzde 45 veya daha fazla kum içerenlere kumlu, yüzde 40 veya daha az kil ve % 40 veya daha fazla silt içerenler ise siltli topraklar adı verilir. Tınlı topraklardaki kum, silt ve kil oranları ideal tarım topraklarının oluşmasına neden olur. Tınlı topraklardaki kaba toprak parçacıkları drenaja yardımcı olurken, ince toprak parçacıkları ise besin elementlerinin tutunmasına yardımcı olur.

Toprak katı maddesi hem inorganik hem de organik bileşenlerden oluşur ve bunların oranları topraktan toprağa büyük farklılıklar gösterir. Organik bileşen, ayrışmanın farklı aşamalarındaki organizma kalıntıları, iyice ayrışmış bir fraksiyon (humus) ve bir çok canlı bitki ve hayvan içerir. Toprak organik bileşenine ağaç kökleri gibi büyük yapılar dahi katılabilir, ancak canlı olan toprak fazına mantar, bakteri ve diğer organizmalar egemendir (Figür 29-6).

Toprakların Por Boşluğu Hava ve Su ile Doludur

Toplam toprak hacminin yaklaşık olarak yüzde 50'si, nem durumuna göre farklı oranlarda hava ve su ile dolu olan por boşluklarından oluşur. Por boşluğunun yarıdan fazlasının suyla dolu olmadığı durumlarda kök büyümesi ve diğer biyolojik aktiviteler için ortamda yeterli oranda oksijen bulunabilir.

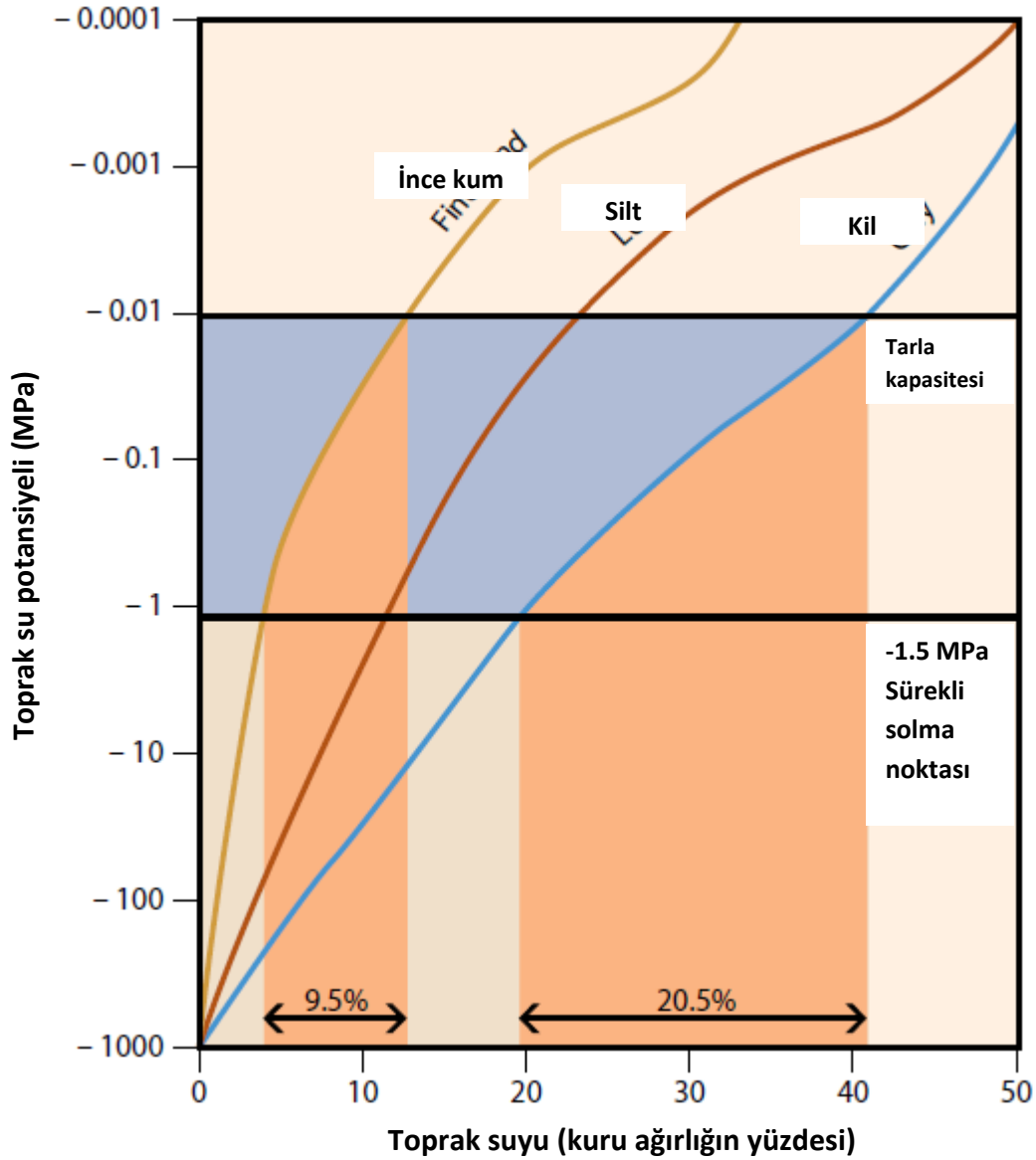
Ağır bir yağmur veya sulama sonrasında topraklar belirli oranda su tutmaya devam eder ve zayıf şekilde tutunan fazla su yerçekimince uzaklaştırılrsa dahi nemli kalabilir. Toprak iri parçacıklardan oluşuyorsa içerdiği por boşlukları ve bunların aralığı daha da büyüktür. Böyle topraklarda A ve B horizonlarında su hızla drene olur ve genelde bitki büyümesi için az miktarlarda elverişli su bulunur. Killi topraklar, hem daha küçük por boşlukları olduğundan, hem de küçük parçacıklı kil tanecikleri ile su molekülleri arasındaki yüksek çekim kuvvetlerinden ötürü yer çekimine karşı daha fazla su tutma kapasitesine sahiptir. Killi bir toprak aynı hacimdeki kumlu toprağa oranla üç ila altı kat daha fazla su tutabilir. Bu da kil içeriği arttıkça toprakların bitkiye elverişli su tutma kapasitesinin artacağı anlamına gelir. Bir toprağın yerçekimine karşı tutabildiği suyun yüzde oranına **tarla kapasitesi** denilmektedir.

Bir bitki küçük hacimdeki bir toprak içerisinde sulama yapılmadan büyütüldüğünde zamanla ihtiyacı olan suyu yeterince hızlı şekilde alamayacağından dolayı zaman içerisinde solacaktır. Bitkinin solma düzeyi çok şiddetli olduğunda, nemli bir ortama alınsa dahi kendine gelemeyecektir. Böyle bir

solmanın oluřtuđu topraktaki kalan suyun yüzde oranına o toprağın **sürekli solma noktası** denilmektedir.

Figür 29-7 toprak su içeriğı ile kumlu, siltli ve killi toprakların su tutma potansiyeli arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Toprakta suyu tutan kuvvetler ile (su potansiyeli) hücre veya dokulara su alımına etki yapan kuvvetler aynı şekilde tanımlanabilir (sayfa 76). Tarla kapasitesinin altındaki nem içeriklerinde toprak su potansiyeli de hızla düşmektedir. Toprak bilimcileri -1,5 megapaskal su potansiyeline sahip bir toprağın sürekli solma yüzdesine ulařtığını geniş oranda kabul etmektedir.

29-6 A horizonunun canlı organizmaları Bitkiler toprağı mikrolardan tutun da köstebek, fare ve sincap gibi küçük memeli hayvanlara değın çok sayıda canlı organizma ile paylaşır. Toprağı kazıp karıştıran canlılar –başta karınca ve yer solucanları- toprağı havalandırarak su absorbe etme özelliğini iyileştirir. Aristo’nun “toprağın bağırsakları” adını verdiği yer solucanları toprağı işleyerek inceltir. İncelen toprak daha sonra kalıp olarak toprak yüzeyinde biriktirilir. Yer solucanlarının aktivitesi sonucunda bir hektarlık alanda yılda 500 tona kadar toprak işlenebilir. Yer solucanları ile işlenmiş topraklar oldukça verimlidir ve işlenmemiş topraktan 5 kat daha fazla azot, 7 kat fosfor, 11 kat potasyum, 3 kat magnezyum ve 2 kat kalsiyum içerir. Toprağın organik maddesini dekompoze eden temel etmenler bakteri ve mantarlardır.



29-7 Toprak su içeriği ve potansiyeli İnce kum, silt ve killi topraklarda toprağın su içeriği ve su potansiyeli arasındaki ilişki. (Eğriler logaritmik skala ile çizilmiştir.) İnce kum topraktaki bitkiye elverişli su, kumun ağırlığının yaklaşık olarak yüzde 9.5'ini oluştururken, kil topraktaki bitkiye elverişli su buna oranla çok daha fazladır ve kilin ağırlığının yaklaşık olarak yüzde 20.5'idir. Su potansiyeli -1.5 megapascal (MPa) olan bir toprağın sürekli solma noktasına gelmiş olduğu var sayılır.

Toprak Katyonları Tutar, Anyonlar ise Yıkama Sonucunda Kaybolur Toprakta bulunan ve bitki kökleri ile alınan inorganik besinler toprak çözeltisinde iyon formunda bulunurlar. Metallerin çoğunluğu, örneğin Ca^{2+} , K^+ , Na^+ ve Mg^{2+} , pozitif yüklü iyonlar oluşturur. Kil parçacıkları ve humus kolloidal yüzeylerinde fazladan negatif yükler bulundurulabilir ve ortamdaki katyonlar negatif yüklü kolloidal yüzeye tutunarak yıkanmaktan kurtulabilir.

Bu şekilde zayıf bağlarla tutunmuş olan katyonlar diğer katyonlarla yer değiştirerek toprak çözeltisine geçer ve bitkiler için elverişli hale gelir. Bu süreçte **katyon değişimi** denir. Örneğin solunum yapan köklerden salınan CO_2 toprak çözeltisinde çözünerek karbonik aside (H_2CO_3) dönüşür. Karbonik asit

daha sonra iyonize olarak bikarbonat (HCO_3^-) ve hidrojen (H^+) iyonlarını oluşturur. Bu şekilde oluşan H^+ kil ve humus yüzeylerindeki besin katyonlarını *değiştirebilir*.

Toprakta bulunan temel negatif yüklü iyonlar, veya diğer adı ile anyonlar, NO_3^- , SO_4^- , HCO_3^- ve OH^- 'dir. Anyonlar katyonlara göre topraktan daha hızlı yıkanır, çünkü anyonlar kil yüzeyine tutunamazlar. Bu anyonlardan özellikle nitratin topraktan yıkanması ile yeraltı ve yüzey su kaynaklarını kirlettiği bilinmektedir. Fosfat ise istisnai olarak çözünmeyen çökelekler oluşturarak yıkanmadan toprakta kalır. Fosfat özellikle demir, alüminyum ve kalsiyum içeren bileşiklerin yüzeyine tutunur veya adsorbe edilir. Demir dünya yüzeyinde en fazla bulunan dördüncü element olmasına karşın normal koşullarda okside olarak ferrik formda (Fe^{3+}) bulunur. Ferrik demir çözünmez durumdadır ve bu nedenle bitkilere elverişli değildir. Bitkiler topraktan demir alımını arttırmak üzere birbirinden çok farklı iki ayrı mekanizma veya strateji geliştirmiştir. Çim türleri dışında kalan diğer tüm bitkiler **Strateji I** grubunda yer alır. Bu stratejide plazma membranı üzerinde yer alan üç olay indüklenmektedir: (1) bir proton pompası rizosferi asitleştirerek çözeltiyi demirce zenginleştirir; (2) asitleştirmeden sonra Fe^{+3} Fe^{+2} 'ye indirgenir ve (3) oluşan Fe^{+2} bir Fe^{+2} taşıyıcısı ile plazma membranından içeri alınır. **Strateji II**'de çim bitkileri Fe^{+3} 'e yüksek afiniteye sahip özel şelatör bileşikler üreterek toprağa salgılar. Oluşan Fe^{+3} -fitosiderofor kompleksleri plazma membranı üzerinde bulunan taşıyıcılarla kök içersine alınır.

Toprağın asit veya alkali karakterde oluşu bitki büyümesi için gerekli olan inorganik besinlerin elverişliliği ile ilişkilidir. Topraklar pH bakımından oldukça farklılık gösterir, ancak çoğu bitkinin bu skala üzerindeki toleransı oldukça azdır. Alkali topraklarda bazı katyonlar çökelmiş durumdadır ve demir, mangan, bakır ve çinko gibi elementler bitkilere elverişsiz durumda olabilir. Mikorizalar (Figür 29-1, bkz. sayfa 312 ve 700) çoğu bitki için özellikle fosforun absorpsiyonu ve taşınması için önemlidir, ancak bu yapıların azot, mangan, bakır ve çinko'nun absorpsiyonunu arttırdığı da bilinmektedir.

Besin Döngüleri

Bilindiği üzere vasküler bitkilerin tamamı normal büyüme ve gelişme için 17 temel elemente ihtiyaç duyar. Dünyanın aslında kapalı bir sistem oluşundan ötürü elementlerin bulunuşu da sınırlıdır. Bu nedenle, yer yüzündeki yaşam söz konusu elementlerin geri dönüşümüne bağlıdır. Hem makroelementlerin hem de mikroelementlerin geri dönüşümü bitki ve hayvan dokuları üzerinden sağlanarak toprağa döner, ayrışır ve tekrar bitkilerce alınır. Her elementin bir çok farklı organizma ve enzim sistemi içeren farklı bir dönüşümü vardır. Karbon, oksijen, kükürt ve azot gibi atmosferde gaz formunda olan elementlerin (veya bileşiklerin) döngüleri temelde globaldir. Gaz fazında bulunmayan fosfor, kalsiyum, potasyum ve mikrobisiner'in döngüleri genelde daha lokalizedir. Besin döngüleri hem canlı organizmaları hem de fiziksel çevreyi kapsadığından bunlara aynı zamanda **biyojeokimyasal döngüler** denilmektedir.

Besin döngülerinin "sızıntılı" olduğu söylenir, çünkü besinlerin tamamı toprağa geri dönerek yeniden bitkilerin kullanımına sunulmaz. Bazıları sistemden kaybolur. Örneğin toprak erozyonu besin elementlerince (özellikle fosfor ve azot) zengin üst toprağı alıp dere ve nehirlerde taşıyarak nihayet denizlerde biriktirir. Hasat ile (özellikle azot ve potasyum) besinlerin uzaklaştırılması, bitkilerin yakılması ile azot ve kükürt içeren gazların atmosfere karışması da besinlerin sistemden kaybolmasına katkı yapar. Ayrıca topraktan yıkanma, çözünür durumdaki besinlerin tamamı, özellikle de potasyum, nitrat ve sülfat için önemli bir kayıp nedenidir.

Azot ve Azot Döngüsü

Azotun ana kaynağı atmosferdir ve aslında azot gazının (N₂) kendisi atmosferin yüzde 78'ini oluşturur. Yaşayan canlıların çoğu elementel atmosferik azotu kullanarak amino asit ve diğer azot bulunduran bileşikler yapamaz. Bu nedenle canlılar, topraktaki daha reaktif azotlu bileşikler olan amonyum ve nitrata bağımlıdır. Ancak bu bileşikler azot gazı kadar yaygın ve bol miktarda değildir. Sonuç olarak atmosferde bolca bulunmasına karşın, bitki büyümesine engel olan en önemli sınırlayıcı etmen toprakta yeterli azotun bulunmayışıdır.

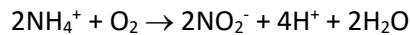
Bu az miktardaki azotun canlı organizmaların dünyasındaki döngüsü azot döngüsü olarak bilinir (Figür 29-8). Bu döngünün üç temel aşaması (1) amonifikasyon, (2) nitrifikasyon ve (3) asimilasyondur.

Organik Maddenin Ayrışması ile Amonyum Açığa Çıkar

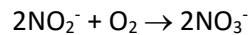
Toprak azotunun önemli bölümü protein, amino asitler, nükleik asitler ve nükleotidler gibi kompleks organik bileşiklerden oluşur. Azotlu bileşikler genelde toprakta yaşayan saprotrofik bakteri ve çeşitli mantarlarca hızlı şekilde daha basit bileşiklere parçalanır. Bu organizmalar azotu amino asit ve protein olarak bünyelerine alırlar ve geriye kalan azot ise amonyum iyonu (NH₄⁺) olarak ortama salınır. Bu süreç **amonifikasyon** veya azot mineralizasyonu olarak bilinir. Azot, alkali ortamlarda amonyak gazına (NH₃) dönüştürülebilir. Ancak bu dönüşüm atmosfere açık ortamlarda kümelenmiş ahır gübresi veya kompost yığını gibi ortamlarda azotça zengin materyalin ayrışması sırasında oluşabilir. Toprakta amonifikasyon sonucu oluşan amonyak toprak suyunda çözünür ve amonyum iyonundan gelen protonla birleşir. Bazı ekosistemlerde amonyum iyonu hızlıca okside olmadan toprak içerisinde kalır. Bu topraklarda yetişen bitkiler NH₄⁺'u alarak bitkisel protein sentezinde kullanabilir.

Bazı Topraklarda Nitrifiye Bakteriler Amonyumu Nitrite ve sonra Nitrata Çevirebilir

Topraklarda yaygın şekilde bulunan bazı bakteri türleri amonyak veya amonyum iyonlarını oksitleyebilirler. Amonyumun oksitlenmesi veya **nitrifikasyon** enerji açığa çıkartan bir süreçtir ve açığa çıkan enerji bu bakterilerce karbon dioksit indirgenmesinde kullanılır (fotosentetik ototrofların ışık enerjisini karbon dioksit indirgenmesinde kullandığı gibi). Bu tür organizmalar (fotosentetik ototroflardan ayrı şekilde) kemosentetik ototroflar olarak bilinir. Bir kemosentetik nitrifiye bakteri olan *Nitrosomanas* amonyumun nitrit iyonuna (NO₂⁻) oksitlenmesinin başlıca sorumlusudur:



Nitrit bitkiler için toksiktir ama nadiren toprakta birikir. Diğer bir bakteri genusundan *Nitrobakter*, enerji açığa çıkartan bir reaksiyon sonucunda nitriti oksitleyerek nitrat iyonları (NO₃⁻) oluşur:



Nitrifikasyon nedeniyle kuru tarım alanlarında yetiştirilen bitkilerin absorbe ettiği azotun tamamına yakını nitrat formundadır ve tarımsal faaliyetlerden toprak işleme, oksitleyici etkisi nedeni ile nitrifikasyonu teşvik eder. Ticari olarak kullanılan azotlu gübrelerin çoğunluğu amonyum iyonları (NH₄⁺) veya üre içerir. Üre NH₄⁺'a ve NH₄⁺'da nitrifikasyon ile NO₃⁻'a dönüştürülür.

Azot Döngüsünün Yanı Sıra Toprak-Bitki Sisteminde de Azot Kayıpları Oluşur

Toprak-bitki sisteminde oluşan azot kaybı temelde **denitrifikasyon** yoluyla olur. Denitrifikasyon, nitratın azot gazı (N_2) ve nitroz oksit (N_2O) gibi uçucu azot formlarına indirgendiği ve azotun bu yolla atmosfere döndüğü anaerobik bir süreçtir. Bu süreç çok sayıda mikroorganizma tarafınca sürdürülür. Denitrifikasyon için gereken düşük oksijenli koşulların bataklık ve su ile doymuş alanlarda ola geldiği öteden beri bilinmektedir. Bilim insanları şimdilerde bu koşulların toprak agregatları içerisinde su ile doymuş olmayan koşullarda dahi yaygın biçimde bulunduğunu anlamıştır. Sonuç olarak denitrifikasyon topraklarda genel anlamda sürekli devam eden bir olaydır. Denitrifiye bakteriler için gereken enerji kaynağı kolayca ayrışabilen taze organik madde ile kolayca sağlanmış olur ve diğer koşullar uygun ise organik madde ilavesi denitrifikasyonu artırır. Enerji kaynağının yetersiz olduğu durumlarda yer altı sularının nitrat konsantrasyonu yüksek düzeylere çıkabilir.

Azot ekosistemden aynı zamanda bitkilerin topraktan uzaklaştırılması (hasat), toprak erozyonu, bitkilerin yakılması ve topraktan yıkanma yoluyla da kayıp edilmiş olur. Özellikle, her ikisi de birer anyon olan nitratlar ve nitritler, toprakta sızan su ile birlikte kök bölgesinden aşağı doğru yıkanmaya maruz kalabilir.

29-8 Karasal Ekosistemde Azot Döngüsü Azotun temel kaynağı kuru havada yüzde 78 oranında bulunan atmosferik azottur. Bazıları simbiyotik, bazıları ise serbest yaşayan sadece birkaç mikroorganizma türü, bitkilerin amino asit ve diğer organik azotlu bileşiklerin sentezinde kullanabileceği inorganik bileşikler azot gazını asimile ederek sağlayabilir.

Sucul (aquatic) ekosistemlerin azot döngüsü karasal döngüye benzerlik gösterir. Spesifik organizmalar farklı da olsa temel süreçler aynıdır ve döngünün dayanağını oluşturan farklı kimyasal reaksiyonlar spesifik bakteri gruplarınca yürütülür. Topraklardan drenajla kaybolan azot ötrafikasyona veya suda artan azot düzeyi sonucunda alg ve çiçekli bitkilerin aşırı şekilde büyümesine yol açabilir.

Azot İlavesi Temelde Azot Asimilasyonu ile Sağlanır

Toprakta kaybolan azot sürekli olarak ilave edilmeseydi gezegendeki yaşam yavaş yavaş yok olabilirdi. Toprakta kaybolan azot, azot asimilasyonu ile ilave edilir. Bundan çok daha düşük oranlarda da yağış ve kayaçların ayrışması ile ilave olabilir.

Azot asimilasyonu atmosferik N_2 'un NH_4^{+} 'a indirgenerek amino asit ve diğer azot içeren organik bileşiklerin üretiminde kullanılmak üzere karbon içeren bileşiklerde kullanıma sunulmasıdır. Sadece bazı belirli bakterilerce yürütülen azot asimilasyonu, çoğu organizmanın enerji kaynağı olan fotosentez gibi, yaşayan tüm organizmaların bağımlı olduğu bir süreçtir.

Azot asimilasyonunu katalizleyen enzime **nitrogenaz** adı verilmiştir. İzole edildiği tüm organizmalarda benzerlik gösterir. Nitrogenaz molibden, demir ve sülfat prostetik grupları barındırır ve bu nedenle bu elementler azot asimilasyonu için temel teşkil eder. Nitrogenaz aynı zamanda enerji kaynağı olarak yüklü miktarda ATP tüketir ve bu da azot asimilasyonunun yüksek maliyetli bir metabolik süreç yapar.

Azot asimile eden bakteriler beslenme yöntemlerine göre farklı şekilde sınıflandırılabilir: serbest yaşayanlar (simbiyotik olmayanlar) ve bazı vasküler bitkilerle simbiyotik şekilde yaşayanlar.

En Etkili Azot Asimilasyonu Yapan Bakteriler Bitkilerle Simbiyotik Yaşayanlar

İki farklı azot asimile eden organizma sınıfından asimile edilen toplam azot bakımından en önemli olanı açık ara simbiyotik bakterilerdir. Azot asimile eden bakterilerden en yaygını *Rhizobium* ve *Bradyrhizobium* olup her ikisi de yonca (*Medicago sativa*), üçgül (*Trifolium*), bezelye (*Pisum sativum*), soya (*Glycine max*) ve fasulye (*Phaseolus*) gibi baklagil türlerinin köklerini envaze eder. Bakteri ve baklagil arasındaki simbiyotik ilişkide bakteri bitkiye protein yapabileceği bir formda azot sağlar. Buna karşılık olarak bitki de bakteriye azot asimilasyonu aktivitelerinde ve azotlu bileşiklerin üretiminde kullanabileceği karbon içeren molekülleri sağlar.

Baklagil bitkilerinin yetiştiği topraklara yaptığı olumlu etkiler yüzyıllardır bilinmektedir. M.Ö. üçüncü yüzyılda yaşamış olan Theophrastus Yunanlıların topraklarını zenginleştirmek için bakla (*Vicia faba*) yetiştirdiğini yazmıştır. Modern tarımda mısır (*Zea mays*) gibi baklagil olmayan bir bitkinin yonca gibi baklagil türü bir bitki ile rotasyona sokulması veya mısır, soya buğday rotasyonu sıkça yapılan bir uygulamadır. Baklagil bitkisi samanı için hasat edilerek azotça zengin kökleri toprak altında bırakılır veya daha da iyisi sürülerek toprağa karıştırılır. Bu bitkilere çoğu zaman “yeşil gübre” de denir. Yonca bitkisi sürülerek toprağa karıştırıldığında toprağa hektar başına 300-350 kg azot ilavesi yapılabilir. Çekimser bir yaklaşımla bu tür biyolojik sistemlerin yeryüzüne yılda 150 ile 200 milyon ton azot asimile ettiği hesaplanabilir.

ETOBUR BİTKİLER

Birkaç bitki türü hayvansal proteini direk azot kaynağı olarak kullanabilir. Bu etobur bitkilerin böcek ve diğer küçük hayvanları cezbetmek ve tuzağa düşürmek için özel adaptasyonları vardır. Bitki tuzağa düşürdüğü organizmayı sindirerek içerdiği azotlu bileşikleri ve aynı zamanda potasyum ve fosfat gibi mineralleri absorbe eder. Bitkiler alemindeki etoburların çoğu nitrifiye bakterilerin büyümesi için uygun olmayan asitli bataklıklarda yaşarlar. Etobur bitkiler avlarını çeşitli yollarla tuzağa düşürebilir. ~~Common bladderwort~~ (*Utricularia vulgaris*) (a) minik, yassı, armut şeklinde keseli tuzakları olan serbest yüzen sucul bir bitkidir. Her bir kese sallanan bir kapı ile korunur. Çalışma mekanizması kapının serbest olan alt tarafındaki dört adet sert dikensi yapıdan ibarettir. Küçük hayvanlar bu dikenlere sürtündüğünde kapının alt tarafı bükülerek açılır. Kesenin içine hızla dolan su hayvancığı da içeri çeker ve hemen ardından kapı kapanır. Kesenin iç duvarından salgılanan çeşitli enzimler ve burada daimi olarak yaşayan bakteri popülasyonu hayvanı sindirir. Ortaya çıkan mineral ve organik bileşikler tuzağın hücre duvarından içeri alınır, sindirilmeyen dış iskelet kesenin içerisinde kalır.

~~Butterwort~~ (*Pinguicula*) (b) küçük böcekleri yaprak üzerinde dağınık halde bulunan sayısız tüysü bezleri sayesinde yakalar. Her bir bez üzerinde müsilaj salgısı içeren küre biçimli bir damlacık bulunur ve bu da yaprağı sinek kağıdı gibi yapışkan hale getirir (c). Salgı ile teması olan böcek salgıyı sündürerek güçlü iplikçiklerin oluşmasına neden olur. Böcek kurtulmaya çabaladıkça daha çok bez ile temas eder ve yaprağa daha da sıkı şekilde bağlanır. İpliksi bezlerin çevresinde dağınık şekilde oluşmuş, dış yüzeyinde herhangi bir madde bulunmayan ipliksiz bezler bulunur. İpliksiz bezler yakalanan av çırpındıkça uyarılarak böceğin çevresinde havuz oluşturacak şekilde enzim içeren bir salgı boşaltır. Bu enzimler avı sindirir ve ürünler salgı havuzunda birikir. Sindirim tamamlandığında havuz yaprak tarafından absorbe edilir ve sindirim ürünleri bitkinin büyümekte olan bölgelerine dağıtılır.

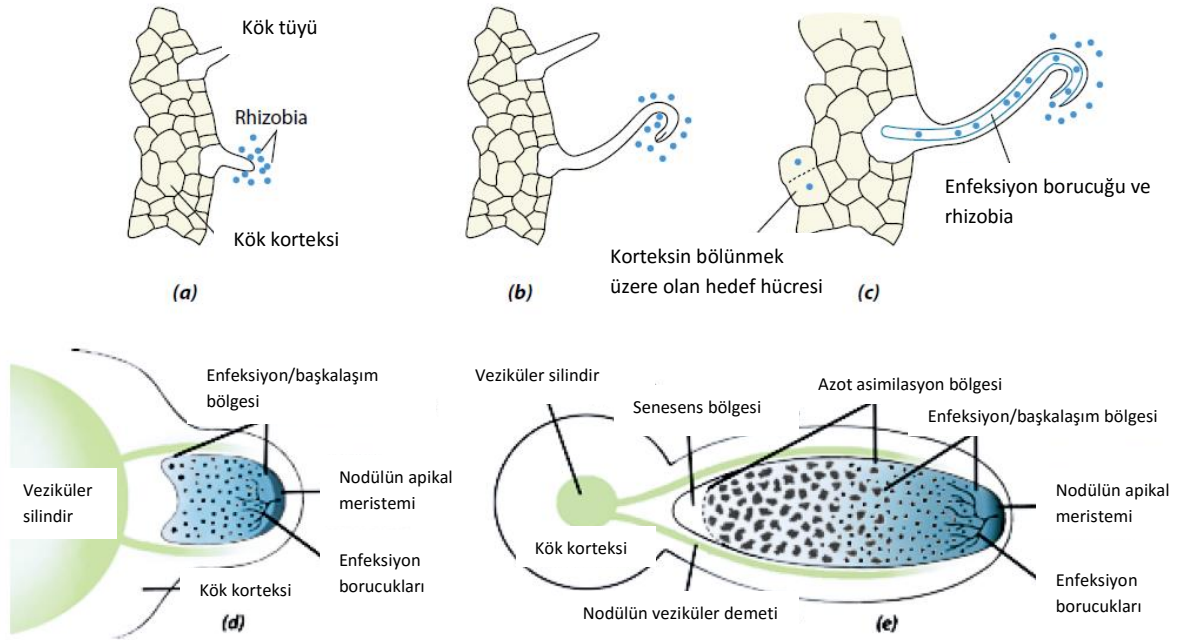
Benzer salgı mekanizmaları güneş gülü (*Drosera intermedia*) (sayfa 209) ve Venüs sinek tuzağı (*Dionaea muscipula*) (bkz. Figür 28-28) gibi diğer etobur bitkilerde de bulunur.

(a) Common bladderwort (*Urticularia vulgaris*). (b) Butterwort (*Pinguicula vulgaris*). (c) Müsilaj damlacıkları bulunan bezlerin görüldüğü bir Butterwort yaprağı.

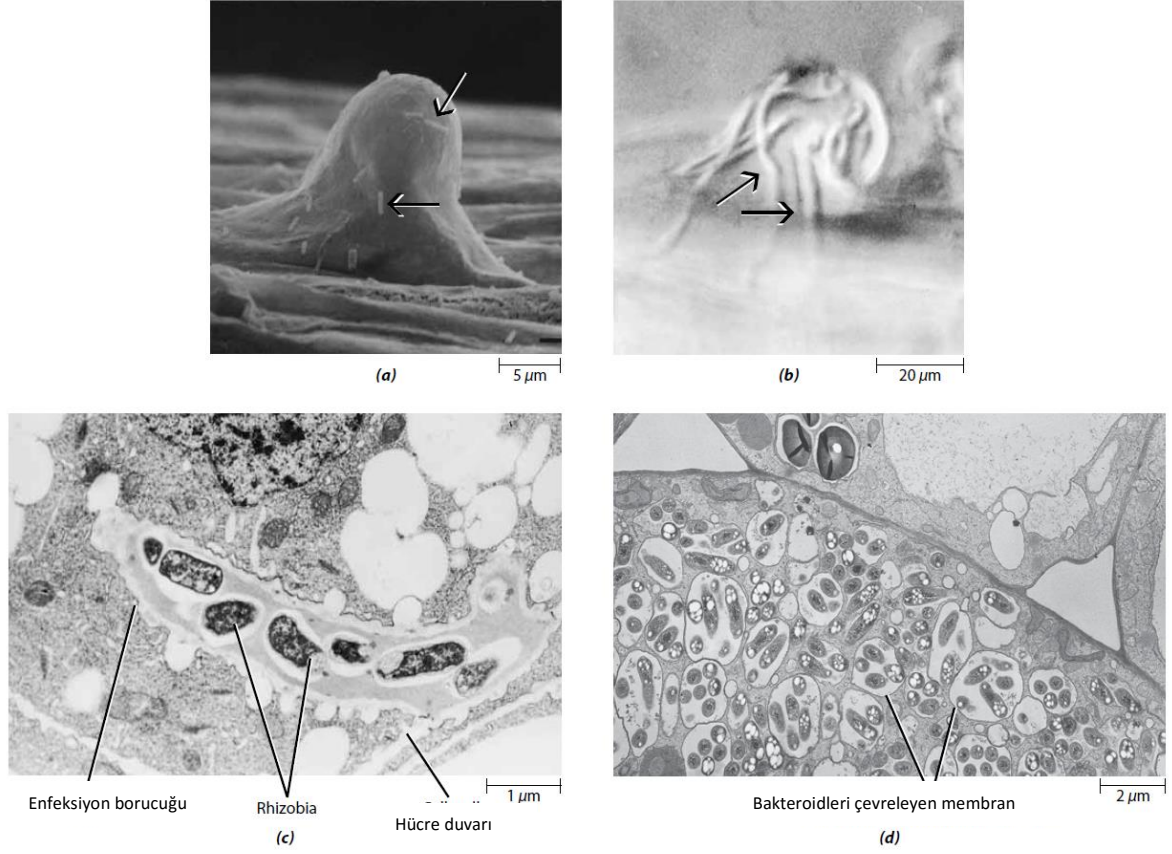
Nodüller Bakteri ile Enfekte olan Konukçu Bitkinin Köklerinde Oluşur

Kök nodülleri bitki ile azot asimile eden bakteri arasındaki simbiyotik ilişkinin sonucunda oluşan eşsiz azot asimile edici organlardır. Nodüller nitrogenaz için uygun ortamı sağlarlar.

Enfeksiyon olayı çoğu baklagilde **rhizobia**'nın-baklagillerde nodül oluşturabilen bakterilere verilen genel ad-, kök tüylerinin ucundan salgılanan cezbedici kimyasallardan **flavonoidler**'e bir yanıt olarak, yeni çıkan bir kök tüyünün ucuna bağlanması ile başlar (Figür 29-9a ve 29-10a). Bu da nodülasyon genlerinin (*nod*) indüksiyonuna ve **Nod faktörü** adı verilen bakteriyel sinyal moleküllerinin sentezlenmesine neden olur. Nod faktörleri daha sonra köklerde nodül oluşumunda rol oynayan bir dizi bitki gen ekspresyonunu aktive eder. Bir *Rhizobium* veya *Bradyrhizobium* türü ve baklagil arasındaki simbiyoz oldukça spesifiktir, örneğin üçgül (*Trifolium*) köklerini invaze ederek nodül oluşumuna neden olan bakteri soyanın (*Glycine*) köklerinde nodül oluşturmaz.



29-9 Büyümekte olan bir kök nodülünün gelişim evreleri (a) Kök tüyünden salgılanan kimyasallar ile cezbedilerek kök yüzeyine çekilen rhizobia, yeni gelişen bir kök tüyüne bağlanır. (b) Kök tüyü rhizobia'nın ürettiği faktörlere bükülme ile yanıt verir. (c) Bir enfeksiyon borucuğu oluşur. Borucuk, bölünerek çoğalan rhizobia'yı kök tüyü içerisinde geçirip kortikal hücrelere taşır. (d) Hızla bölünen enfekte kortikal hücrelerden bir nodül primordium'u oluşur. Kortikal hücre türevleri bir apikal meristem oluşturur ve bu da korteks boyunca büyüyen nodülün dokularını oluşturur. (e) Olgun nodül sürekli yeni hücrelerin üretildiği kalıcı apikal meristeme sahiptir, yeni hücreler de rhizobia ile enfekte olarak derecelenmiş gelişim bölgeleri oluşturur (azot asimilasyonu ve enfeksiyon/başkalaşım bölgeleri). Tüm nodül dar bir korteks ile çevrelenmiştir. Nodülün veziküler demetleri, kök veziküler silindrine veziküler dokular ile bağlanır.



29-10 Soyanın *Bradyrhizobium japonicum* ile enfeksiyonundaki olaylar **(a)** Yeni çıkan bir kök tüyüne rhizobia'nın (oklar) yerleştiğini gösteren taramalı elektron mikrofrafisi. **(b)** Çoklu enfeksiyon borucukları (oklar) içeren kısa ve kıvrılmış bir kök tüyünün diferansiyel girişimli kontrast fotomikrofrafisi. **(c)** Rhizobia içeren enfeksiyon borucuğunun elektron mikrofrafisi. Kök hücresinin plazma membranı ve hücre duvarı enfeksiyon borucuğu ile süreklilik gösterir. Rhizobiumlar polisakkarid bir kapsülle çevrelenmiştir. **(d)** Enfekte olan kök nodül hücresinden sağlanan membranla çevrili durumda bulunan bakteroid gruplarının elektron mikrofrafisi. Enfekte olan hücrenin hemen üzerindeki enfekte olmayan hücreye dikkat ediniz.

Rhizobia kök tüyüne bağlandığında kök tüyü tipik olarak eğri yapılar oluşturur ve bakteri bu şekilde tuzağa düşer (Figür 29-9b ve 29-10b). Kök tüyü ve bunun hemen altındaki kortikal hücrelerin rhizobia ile invazyonu **enfeksiyon borucukları** ile gerçekleşir. Enfeksiyon borucuğu, penetrasyon bölgesinden içeri doğru sürekli olarak büyüyen ve kök tüyünün hücre duvarından oluşan boru şekilli yapılardır. Rhizobia enfeksiyon borucuğunun uç kısmında bölünerek borucuk içinde bir rhizobia kolonu oluşturur (Figür 29-9c ve 29-10c). Tek bir kök tüyü birkaç rhizobia tarafından uyarılabilir ve sonuçta birkaç enfeksiyon borucuğu oluşabilir (Figür 29-10b). Enfeksiyon, sadece sürekli uyarılarak bölünen ve **nodül primordiumunu** oluşturan kortikal hücrelerin karşı tarafındaki kök tüylerinde görülür (Figür 29-9d). Enfeksiyon borucuğu gelişmekte olan primordium'a ulaştığında rhizobia, endositoz'dakine benzer biçimde (bkz. Bölüm 4), konukçu hücrenin plazma membranından oluşan zar içerisine bırakılır. Rhizobia bu membran yapı içerisinde kalarak bölünmeye ve **bakteroid** oluşturmaya devam eder. Genişleyerek azot asimile eden rhizobia'ya bakteroid denilmektedir (Figür 29-10d). Membran ve bakteroidler birlikte **simbiyozom** olarak bilinen fonksiyonel ve azot asimile eden birimler

oluşturur. Membran içerisindeki bakteroidlerin ve nodül primordium hücrelerinin hızla çoğalması sonucunda nodül'ün kendisi oluşur.

Nodüller iki tipe ayrılabilir: Sınırlı ve Sınırsız İki tip kök nodülü bulunmaktadır. **Sınırsız nodüller** kalıcı bir meristem bulundurduğundan silindirik ve uzamış durumdadır. Olgunlaşmış bir sınırsız nodülde meristemin hemen ardından enfeksiyon/farklılaşma, azot asimilasyonu ve senesens bölümleri bulunur (Figür 29-9e). Yonca (*Medicago sativa*), fava fasulyesi (*Vicia faba*), bezelye (*Pisum sativum*) ve üçgülde (*Trifolium*) tipik sınırsız nodüller bulunur. **Sınırlı nodüller** kalıcı meristem içermez, genelde küresel yapıdadır ve belirgin bir gelişimsel gradiyent göstermez. Bu tür nodüller örneğin fasulye (*Phaseolus vulgaris*), soya (*Glycine max*) (Figür 29-11), börülce (*Vigna unguiculata*) ve *Lotus japonicus*'da bulunur. Sınırlı nodüllerde organogenez dış kortekste hücre bölünmesi ile başlarken sınırsız nodüllerde ise hücre bölünmesi iç kortekste başlar. Nodül gelişiminin tipi konukçu bitkinin karakteristiği olup nodül oluşturan bakteri ile ilişkili değildir. Öksin, sitokinin, gibberellin ve brassinosteroid hormonları nodül oluşumuna pozitif etki yaparak düzenlerken, absisik asit, etilen, jasmonik asit ve salisilik asit ise nodül oluşumunu baskılamak üzere negatif etki gösterir. Baklagillerde kök nodüllerinin miktarı sıkı biçimde regüle edilmektedir çünkü gereğinden fazla nodül oluşumu fotosentezden sağlanan şekerlerin hızla tükenmesine ve konukçu bitkinin ölümüne neden olabilir.

29-11 Soyanın sınırlı kök nodülleri (a) Bir baklagil olan soya fasulyesi (*Glycine max*) köklerinde azot-bağlayıcı nodüller. Bu nodüller bir toprak bakterisi olan *Bradyrhizobium japonicum* ile kök kortikal hücreleri arasındaki simbiyotik ilişkinin bir sonucudur. **(b)** Soya fasulyesinde olgun bir kök nodül kesiti. Nodülün merkezi bölgesinde koyu renkte boyanmış enfekte hücrelerin yanında enfekte olmayan vakuollü hücreler görünmekte. Veziküler demetlerin yanı sıra (oklar) tek sıralı ve koyu renkte boyanmış sklerenkima hücrelerini içeren nodül korteksi, merkezi bölgeyi çevreler.

Gelişimini tamamlamış bir baklagil nodülü bakteroid ile enfekte olan ve olmayan hücrelerin bulunduğu geniş bir merkezi bölge ve bunu çevreleyen dar korteksten oluşur (Figür 29-11b). Nodülün köke bağlantı noktasından çıkan veziküler demetler iç kortekste oluşur. Sınırlı nodüller aynı zamanda gaz değişimini arttırmada görev alan lentiseller oluşturur (bkz. Bölüm 26). Nodüllerin içinde atmosferik azot (N_2) bakteroidlerce önce amonyaka, sonra hızlıca organik formlara (amid ve ürediler) dönüştürülür. Azot bağlanmasında bakteriyal *nif* geni görev alır. Ak üçgül (*Trifolium repens*), fava fasulyesi (*Vicia faba*) ve bezelye (*Pisum sativum*) gibi ılıman iklim baklagillerinde amidler (prensip olarak asparagin, glutamin veya her iki amino asit) köke gönderilir ve buradan ksilem ile gövdeye taşınır. Fasulye (*Phaseolus vulgaris*), börülce (*Vigna unguiculata*) ve soya (*Glycine max*) gibi tropikal orijinli baklagillerde nodüllerden ürediler (üre türevleri) gönderilir.

Bakteri ile enfekte olan hücrelerde oksijen konsantrasyonu dikkatli şekilde regüle edilmelidir, çünkü oksijen nitrogenaz'ın geri dönüşümsüz inhibitörüdür. Diğer taraftan nitrogenaz'ın geniş ATP ihtiyacını karşılamak ve aerobik solunum yapmak için oksijene gereksinim duyulur. Hem bakteri, hem de bitki hücresinde diğer metabolik aktiviteler için de oksijene ihtiyaç vardır. Oksijen düzeyi, enfekte hücrelerin sitozolünde yüksek konsantrasyonlarda bulunan oksijen-bağlayıcı hem proteini **leghemoglobin** ile kontrol altında tutulur. Bu protein, kana kırmızı rengini veren hemoglobin gibi nodülün merkezi bölgesinin pembe rengini verir. Bir bölümü bakteroidden (hem bölümü), bir bölümü de bitkiden (globin bölümü) gelir. Leghemoglobinin nodül içerisindeki oksijen konsantrasyonunu tamponlayarak, nitrogenazenin inhibe edilmeden solunuma devam edilmesini

sağladığı düşünülmektedir. Leghemoglobin aynı zamanda bir oksijen taşıyıcısı olarak davranarak bakterioide O₂ difüzyonunu sağlar.

Baklagiller Nodül Oluşturan Yegane Bitkiler Değildir Fabaceae familyasına ait bitkilerin yanında *Parasponia* (Cannabaceae) genusu da rhizobia ile nodül oluşturabilir. Çiçekli bitkilerden sekiz familya daha *Frankia* genusundan aktinomisetlerle nodül oluşturur. Bunlar arasında akça ağaç (*Alnus*; Betulaceae familyası), mersin ağacı (*Myrica gale*; Myricaceae), eğrelti otu (*Comptonia*; Myricaceae) ve leylak (*Ceanothus*; Rhamnaceae) bulunur.

Azot Bağlayan Bakteri ile Nodül Oluşturmayan Bitkiler Arasında da Yararlı İnteraksiyon Oluşabilir Baklagillerin başlıca kök nodül simbiyanti olan *Rhizobium* aynı zamanda arpa, mısır, çeltik, buğday ve sorgum gibi bazı önemli tahıl türlerinin köklerinde kolonize olabilir. Rhizobia köke lateral kök oluşum bölgelerinden ve uzama ve farklılaşma noktalarından giriş yapabilir. Rhizobia sistematik bir şekilde kökten ksilem kanalları ile sap ve yapraklara yayılır. Diğer bir azot bağlayıcı bakteri olan *Azoarcus* çeltik ve kallar otu (*Leptochloa fusca*) kökünden izole edilmiştir. Buna ek olarak *Acetobacter diazotrophicus* ve *Herbaspirillum seropedicae* şeker kamışı, ve *Burkholderia* da asmadan (*Vitis vinifera*) izole edilmiştir. Bu liste büyümeye devam etmektedir. Bu örneklerin tamamında bakteriyel endofitler canlı hücrelerde değil, hücrelerarası boşluklarda ve kök, sap ve yaprakların ksilem kanallarında ikame etmektedir. Birkaç çalışmada konukçu bitkinin azot ihtiyacının önemli bölümünün – bazı durumlarda % 60 veya daha fazlasının – azot bağlayan endofitlerle karşılandığı bildirilmiştir.

Çoğu endofit taksası rizosferde de bulunur. Bu serbest-yaşayan azot-bağlayıcı bakterilerin her yıl bir hektar toprağa yaklaşık 7 kg azot ilave edebileceği düşünülmektedir. *Acetobacter*, *Azoarcus* ve *Herbaspirillum* gibi diğer endofitler sadece bitkilerden izole edilmiştir.

Siyanobakter Gibi Çoğu Fotosentetik Bakteri Önemli Azot-Bağlayıcı Organizmalardır

Dünyada bazı bölgelerde görülen diğer bir simbiyotik ilişki özellikle pratik anlamda ilgi çekicidir. *Azolla* küçük boylu yüzcü bir eğrelti otu, *Anabaena* ise *Azolla* yapraklarındaki boşluklarda yaşayan azot-bağlayıcı bir siyanobakteridir (Figür 29-12). *Azolla-Anabaena* simbiyozü diğer azot-bağlayıcı simbiyözler arasında eşsizdir çünkü simbiyotik ilişki konukçu bitkinin yaşam döngüsü boyunca devam edebilir. *Anabaena* ile enfekte *Azolla* hektara 50 kilogram kadar azot katkısı yapabilir. Örneğin uzak doğuda çeltik tarlalarında oldukça fazla miktarda gelişebilen *Azolla-Anabaena'nın* büyümesi bilinçli bir şekilde engellenmez. Büyüyen çeltik zamanla *Azolla'yı* gölgeler ve eğrelti otu ölürken bir taraftan da çeltik bitkisinin kullanımı için önemli miktarda azot serbest bırakılır. Tüylü kara yosunlarının (*Pleurozium schreberi*) yaprakları üzerinde epifitik yaşayan azot-bağlayıcı siyanobakterilerin (primer olarak *Nostoc* sp.) kuzey orman ekosistemlerinde azotun başlıca kaynağı olduğu belirlenmiştir. Yeryüzünün yüzde 17'lik bölümünü kapsayan Kuzey biomunda büyümeyi sınırlayan temel besin azottur.

29-12 *Azolla-Anabaena* simbiyozü (a), Siyanobakter *Anabaena* ile simbiyotik ilişki kurarak büyüyen sucul eğrelti otu *Azolla filiculoides*. (b) Çimlenmiş *Azolla* megasporundan gelişen bir dişi gametofit (megagametofit) ile *Anabaena* filamanlarının (oklar) ilişkisi görülebilir.

Endüstriyel Azot Bağlanması Enerji Maliyeti Yüksek

Endüstriyel veya ticari anlamda bağlanmış azot üretimi ("Haber-Bosch prosesi" olarak bilinir) ilk olarak 1914 yılında geliştirilmiş kullanımı günümüze değin artarak yıllık 50 milyon metrik ton'a

ulaşmıştır ki bu rakam neredeyse gezegendeki biyolojik bağlamanın yarısına eşittir. Bu azotun büyük bölümü tarımsal gübrelerde kullanılmaktadır. Endüstriyel bağlama Ne yazık ki fosil yakıtlardan karşılanan yüksek enerji maliyeti ile gerçekleştirilebilmektedir. Bu proseste yüksek sıcaklık ve basınç altında N_2 ile H_2 metal katalizörlerin varlığında reaksiyona sokularak amonyak oluşturulur. Buradaki pahalı-enerji bileşenleri doğal gaz, petrol veya kömürden elde edilen hidrojen ve yine büyük miktarlarda fosil yakıt kullanımı gerektiren yüksek sıcaklık ve basınçtır. Yüksek maliyetine karşın Birleşik Devletler gibi gelişmiş ülkelerde bu proses yıllık azot bağlamanın üçte biri kadarını oluşturur.

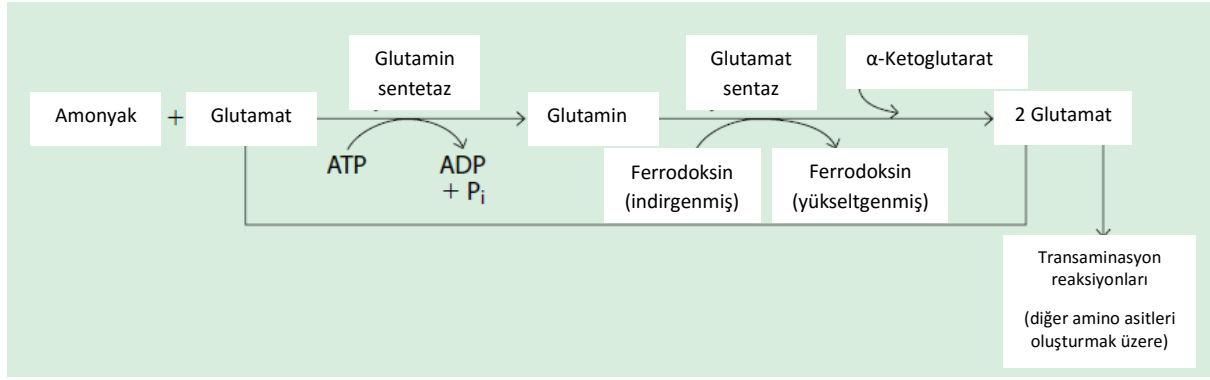
Bitkiler Azot Alımı İçin Ek Stratejiler Geliştirmiştir

Bitkilerinin tamamının azot ihtiyacını karşılamak için azot bağlanmasına bel bağlaması söz konusu değildir. Verimsiz topraklarda yetişen bitkilerin yaygın bileşenleri olan ektomikorizalar ve erikoid (Ericaceae familyası) mikorizalar (bkz. Bölüm 14) toprakta bulunan organik maddedeki proteinleri direkt olarak parçalar. Daha sonra amino asitleri nitrat ve amonyaka mineralize olmaksızın absorbe edip direkt olarak konukçu bitkiye transfer eder. Diğer bir mekanizma da Venüs sinek tuzağı (bkz. Figür 28-28) gibi hayvansal proteinleri direkt azot kaynağı olarak kullanabilen (bkz. 694. sayfadaki metin) karnivor bitkilerce geliştirilmiştir. Mistletoes (Loranthaceae ve Viscaceae familyaları) gibi parazitik kapalı tohumlular (angiosperm) ise daha farklı bir strateji sergiler. Haustoria adı verilen modifiye kökler ile konukçu bitkiye bağlanarak konukçunun floem ve ksilemine sızarlar (Figür 29-13). Çoğu tür azot bulmak için birden fazla strateji edinmiştir, örneğin aynı bitkide hem arbusküler mikoriza bulunması (sayfa 312) hem de azot bağlayıcı simbiyöz oluşumu sıkça görülen bir durumdur.

Azot Bağlanması İnorganik Azotun Organik Bileşiklere Çevrimidir

İnorganik azotun (nitrat ve amonyak) organik bileşiklere bağlanması, fotosentez ve solunum gibi biyosferdeki en önemli süreçlerden biridir. Tarla koşullarında yetişen tahıllar için temel azot kaynağı nitrattır. Nitrat hücre içerine girer girmez önce amonyaka, sonrasında ise Figür 29-14'te gösterilen glutamin sentetaz-glutamat sentaz yolu ile organik bileşiklere dönüştürülür. Otsu bitkilerin çoğunda bu süreç fotosentez ile ilişkili biçimde sitozolde ve yaprak kloroplastlarında gerçekleşir (Çoğu bitki fizyoloğu bunun fotosentezin bir uzantısı olarak kabul eder). Köklere sağlanan nitrat miktarı az olduğu durumda nitrat indirgenmesi çoğu bitkide primer olarak köklerdeki plastidlerde gerçekleşir. Kök içerisinde metabolize edilen nitrattan elde edilen organik azot ksilemde başat olarak amino asit formunda taşınır.

29-13 Ökse otu, parazitik bir kapalı tohumlu (a) Kuzay Amerikada yılbaşı süsü olarak satılan *Phoradendron leucarpum*'un (Viscaceae familyası) konukçu bir ağaç dalında gelişimi. **(b)** *P. leucarpum* ökse otunun haustoryumları (modifiye kökleri) ile penetre olmuş ardıç (*Juniperus occidentalis*) dalının enine kesiti.



29-14 Yapraklarda Glutamin sentetaz-glutamat sentaz yolu Azotun organik bileşiklere bağlanması için fotosentez yapan hücrelerde hazırda bulundurulmuş ATP ve indirgenmiş ferrodoksine gereksinim vardır. Üretilen iki glutamat molekülünden biri amonyaka bağlanarak döngünün devamlılığını sağlamak üzere yeniden kullanılırken, diğeri ise farklı amino asitlerin oluşması için transamine olur.

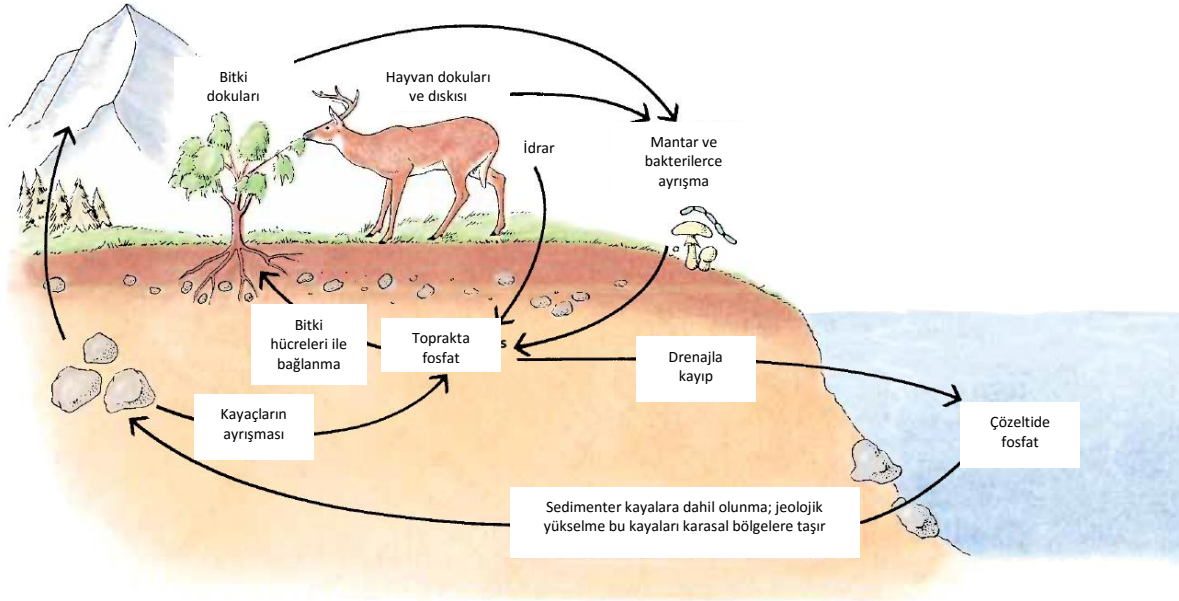
Fosfor ve Fosfor Döngüsü

Azot ile karşılaştırıldığında, bitkilerin gereksinim duyduğu fosfor göreceli olarak azdır (Tablo 29-1). Buna karşın, temel rezervi yer kabuğu olan elementler arasında bitki büyümesini en çok sınırlayan element fosfordur. Fosfor topraklarda çok düşük konsantrasyonda bulunur, düzensiz dağılım gösterir ve neredeyse hareketsizdir. Aşırı düzeyde ayrılmış ve fosforca fakir topraklara sahip Avustralya’da yerel bitki topluluklarının dağılımını ve sınırlarını çoğu zaman topraktaki elverişli fosfat miktarı belirler.

Fosfor Döngüsü Azot Döngüsünden Daha Basit Görünmektedir

Azot döngüsü ile karşılaştırıldığında fosfor döngüsünün (Figür 29-15) basit olduğu görülebilir, çünkü daha az sayıda basamak içerir. Fosfor döngüsü, atmosfer yerine yer kabuğunun fosfor için rezerv oluşturması bakımından da azot döngüsünden ayrılır. Fosfor içeren kayda değer gazlar bulunmamaktadır. Humus ve toprak parçacıkları fosfat iyonlarına (PO_4^{3-})-en önemli inorganik fosfor formu-bağlandığı için fosforun geri dönüşümü oldukça lokalizedir. Bu bölümde önceden tartışıldığı üzere toprak çözeltisindeki fosforun büyük oranda kaynağı uzun zaman içerisinde ayrılan kayaç ve minerallerdir.

Fosfor bitkilerden hayvanlara sirküle olur ve toprağa organik formda kalıntı ve atıklarla geri döner. Bu organik formlar mikroorganizma faaliyetleri ile inorganik fosfata çevrilir ve fosfor yeniden bitkilere elverişli duruma gelir (Figür 29-15). Karasal ekosistemlerde fosforun bir bölümü yıkanma ve erozyonla kayıp edilir, ancak çoğu doğal ekosistemde kayaçların ayrışması ile bu duruma ayak uydurur. Kaybolan fosfor sonunda okyanuslara ulaşarak buradaki sedimentlerde çökel ve organizma kalıntıları şeklinde depolanır. Geçmişte, tarımsal gübre olarak guano (deniz kuşlarının dışılarından oluşan birikintiler) kullanımı okyanus fosforunun bir bölümünü karasal ekosistemlere geri döndürmüştür. Ancak derin-deniz sedimentlerindeki fosfor sadece büyük jeolojik yükseltiler sonrasında elverişli duruma geçebilir. Bitkilere elverişli fosforun yetersiz olduğu tarım topraklarında fosfatlı gübreler kullanılmaktadır. Bu amaçla büyük ölçeklerde fosfat kayası çıkarılmakta olup, mevcut fosfat rezervlerinin gübreleme amaçlı tüketimi, önümüzdeki yüzyılda tarımın önemli sorunlarından biri olacaktır.



29-15 Karasal bir ekosistemde fosfor döngüsü ATP gibi enerji-taşıyıcı moleküllerin, DNA ve RNA'nın bir komponenti olan fosfor, tüm canlı organizmalar için mutlak anlamda gereklidir. Fosfor, diğer minerallere benzer şekilde, dekompoze edici organizmalarca ölü dokulardan serbest bırakılır, topraktan bitkilerce alınır ve ekosistem içerisinde sirküle edilir.

Sucul ekosistemlerde fosfor döngüsü farklı organizmaları içermekle birlikte genel olarak burada gösterilen karasal döngüye benzer. Ancak sucul ekosistemlerde fosforun önemli bölümü sucul organizmaların kabuk ve iskeletine dahil olmuştur. Bu fosfor daha sonra sularda çökelen fosfatlarla birlikte tortul kayalara dahil olur. Jeolojik yükselmelerle yüzeye çıkan bu tür kayalar, fosforun temel karasal rezervini oluşturur.

Bitkilerde Fosfor Alımı İçin Birkaç Strateji Bulunur

Fosfatın düşük çözünürlüğü ve hareketliliğinden dolayı etkin şekilde fosfat alımı genelde büyük hacimlerde toprak kullanılarak sağlanır. Bu ya lateral kök ve kök tüylerinin hızlı gelişimi, ya da mikoriza mantarları ile, özellikle arbusküler mikoriza mantarları ile simbiyöz oluşumu yolu ile sağlanır (bkz. Bölüm 14). Mantarlar tarafından toprakta ekstraradikal hif adı verilen yaygın hif ağının oluşturulması özellikle fosfor alımı için önemlidir. Ekstraradikal hif konukçu köklerinin fosfor alım bölgesinin çok daha uzağına erişerek bitkilerin fosfat alabileceği toprak hacmini büyük ölçüde genişletir.

Mikoriza ile çok nadir veya hiç ilişkisi olmayan bitkiler, Avustralya'da olduğu gibi fosfatça-fakir topraklarda hayatta kalabilmek için alternatif bir strateji geliştirmiştir. Bu tür bölgelerde nadiren mikoriza oluşturan Proteaceae üyeleri, **kümelenmiş kök** adı verilen özel yapılar geliştirmiştir (Figür 29-16). Kümelenmiş kök, üzerinde çok sık tüysü kökçükler (kök ucu başına santimetrede 50 ila 1000) bulunduran bir yan kök bölümünden oluşur. Kümelenmiş kökler, şişe fırçasına benzer biçimleri ile karakterize edilir. Bir zamanlar bu yapıların sadece Proteaceae'de olduğuna inanıldığından "proteoid kökler" olarak adlandırılmıştır, ancak şimdilerde aralarında Betulaceae, Casuarinaceae, Cyperaceae ve Fabaceae bulunan dokuz ilave familyada küme-köklü bitkiler bulunmuştur. Kümelenmiş köklerin işlevlerini incelemek amacıyla, kolay yetiştirilebildiğinden ötürü çoğu zaman acı bakla (*Lupinus albus*;

Fabaceae) kullanılmıştır. Kümelenmiş kökler kısa ömürlü olup mutlaka sürekli olarak ana kök ekseninin uzaması ile yenilenmelidir. Tam olarak oluştuklarında 2 ila 3 gün süreyle büyük miktarlarda malat ve sitrat salgılar. Aynı zamanda fosfataz ve protonların da salgılandığı bu sıra dışı olaya “salgisal patlama” denilmektedir. Anyonlar, özellikle de sitrat, alüminyum, demir ve kalsiyum gibi toprak minerallerine bağlanarak fosforu hareketli hale getirir.

29-16 Kümelenmiş kökler Her ikiside Avustralyadan iki *Hakea* türünde (Proteaceae) kök sisteminde kümelenmiş kökler **(a)** *Hakea prostrata* ve **(b)** *Hakea sericea*. Aynı zamanda proteoid kökler olarak adlandırılan bu kökler kök sisteminin absorpsiyon yüzeyini oldukça artırır.

Besin Döngüleri Üzerine İnsan Etkisi ve Kirliliğin Etkileri

Fosfor, azot ve diğer besin döngülerinin normal işleyişi için bu besinlerin herhangi bir aşamada birikimi veya tüketilmesinin önüne geçmek ve döngü içerisinde elementlerin düzenli bir şekilde taşınması gerekir. Milyonlarca yıldır organizmaların ihtiyaç duyduğu temel inorganik besinler bu tür döngülerin normal işleyişi sayesinde karşılanmıştır. Ancak üstel hızlarda artan insan nüfusunu yeterince beslemek adına bazı döngüler şiddetli biçimde etkilemiştir, bu da zaman içerisinde besinlerin zararlı düzeylerde birikimine veya tamamen tüketimine yol açabilir. Örneğin ekilen ürünlerin topraktan kaldırması ve artan toprak erozyonu topraklardan fosfor kaybını hızlandırmıştır. Kanalizasyon ve gübrelenen tarım topraklarının drenaj suları ile sucul habitatlara ilave edilen fosfor, alg ve çiçekli bitkilerin şiddetli biçimde büyümesine ve bundan etkilenen bölgelerin rekreasyonel değerinin önemli düzeyde azalmasına neden olmaktadır. Bu nedenle birçok eyalet fosfor-içeren deterjan kullanımını yasaklamıştır.

Göreceli olarak yüksek etkinliğe sahip azot döngüsünün normal işleyişi, atmosferden azotu uzaklaştıran bağlanma süreci ile azotu atmosfere geri döndüren denitrifikasyon süreci arasındaki dengeye bağlıdır. Ancak nitrat formunda bağlanmış azotun ticari gübrelerle çevreye artan miktarlarda uygulanması, döngünün etkinliği sürekli azalmaktadır. Buna ek olarak denitrifikasyonun en fazla olduğu bataklık ve sulak alanlar endişe verici hızlarda bozularak yapılaşma bölgelerine, tarımsal ve harfiyat alanlarına dönüştürülmektedir.

Nitratlı gübrelerin çok yüksek oranlarda kullanıldığı bazı bölgelerde nitrat kirliliği içme suyu kaynaklarını kontamine etmiştir. Kaliforniya’da su kuyuları, tüm kirleticiler arasında en çok nitrat ile kirlenmekte ve Çevre Koruma Ajansının izin verdiği maksimum değeri (10 ppm) aşmaktadır.

Yakın zamana kadar çöl ekosistemlerinde topraktan yıkanma şeklinde azot kaybının ihmal edilecek kadar az olduğu var sayılmaktaydı. Şimdi ise uzun-dönem nitrat yıkanmasının bir sonucu olarak alt toprak katmanlarında devasa nitrat rezervlerinin (hektarda 10.000 kilograma kadar nitrat azotu) olduğu bilinmektedir (Figür 29-5). Gelecekte bu çöllerin sulanması veya iklimlerin daha yağışlı bir hale gelmesi ile bu devasa nitrat rezervlerinin aküferlere sızmasından ve yeraltı sularının kontamine olmasından endişe edilmektedir.

Topraklar ve Tarım

Topraktaki elementler doğal şartlar altında yeniden sirküle edilerek bitkilerin büyümesi için elverişli durumda tutulur. Yukarıda anlatıldığı üzere negatif yüklü kil parçacıkları ve organik madde Ca^{2+} , Na^{+} , K^{+} ve Mg^{2+} gibi pozitif yüklü parçacıkları bağlayabilir. Bu iyonlar daha sonra diğer katyonlarla yer değiştirerek (katyon değişimi) kökler tarafından absorbe edilir. Genellikle verimli topraklarda

bitkilerin ihtiyaç duyduğu katyonlar çok miktarda bulunur ve tek bir ürünün kaldırdığı miktar azdır. Ancak aynı arazide ardı ardına ürün yetiştirildiğinde ve hasat edilen ürünler ile besinler sürekli zincirlerinden uzaklaştırıldığında bu katyonlardan bazıları artık yeterli ve bitkiye-elverişli formda kalmaz. Örneğin hemen hemen tüm topraklarda potasyumun büyük bölümü değişebilir ve bitkiye-elverişli formda bulunmaz. Aynı durum fosfor ve azot için de geçerlidir. Doğal ekosistemden tarımsal sistemlere çevrilen topraklar yerel bitki örtüsünü destekleyecek besine sahip olduğu halde, çoğu zaman ticari anlamda üretim yapmaya yetecek kadar bitkiye-elverişli besin içmez.

Tarla ve bahçe bitkilerinin tarımsal üretiminde kullanılacak besinlerin programlanması toprak analizlerine dayandırılmalıdır. Toprak analizleri besin eksikliklerinin saptanmasında ve önerilen gübreye karşılık olarak alınacak olası tepkilerin tahmininde kullanılmaktadır. Azot, fosfor ve potasyum ticari gübrelerde sıklıkla kullanılan üç elementtir. Gübreler genelde bu üç elementin yüzdesini belirten bir formül ile işaretlenir. Örneğin 10-5-5 gübresi yüzde 10 azot (N), yüzde 5 fosfor (fosfor pentoksit olarak, P_2O_5) ve yüzde 5 potasyum (potasyum oksit olarak, K_2O) içerir. Gübrelerde fosfor ve potasyum içeriğinin bu şekilde ifade edilişi analitik kimyacıların eskiden tüm element analizlerini oksitler cinsinden raporlamasından kaynaklanan eski bir alışkanlıktır.

Çok küçük miktarlarda gereksinim duyulmasına karşın, diğer temel inorganik besinler de bazen ekinlerin yetiştiği topraklarda sınırlayıcı etmen haline gelebilir. Önceki tecrübeler en yaygın eksikliklerin demir, kükürt, magnezyum, çinko ve bor için olduğunu göstermiştir.

HALOFİTLER: GELECEK İÇİN BİR KAYNAK?

Bir çok bitki türü hayvanlardan farklı olarak sodyuma ihtiyaç göstermez, üstelik tuzlu su ve topraklarda yaşayamaz. Bu tür ortamlarda köklerin çevresini saran çözelti içerisindeki çözünmüş madde konsantrasyonu çoğu kez bitki hücresinden yüksektir ve suyun kökten dışarıya ozmos yolu ile çıkmasına neden olur. Bitki suyu absorbe edebilse dahi yüksek sodyum iyonu (Na^+) nedeni ile ilave sorunlarla karşı karşıya kalır. Bitki suyu alırken sodyumu dışarıda tutarsa, kökü çevreleyen çözelti daha da tuzlanır ve köklerden su kaybı olasılığı artar. Sonunda tuz o denli konsantre hale gelir ki kök çevresinde bir kabuk oluşturarak bitkinin suya erişimini etkili bir biçimde bloke eder. Diğer bir sorun da bitkinin potasyum iyonları (K^+) yerine tercihen sodyum'u alarak temel bir besin elementinden yoksun kalması ve aynı zamanda bazı enzim sistemlerinin inhibe olmasıdır.

Bazı bitkiler –halofitler olarak bilinirler- çöller, tuzlu bataklıklar ve sahiller gibi tuzlu ortamlarda yetişebilmektedir. Bu bitkilerin hepsi yüksek sodyum ile başa çıkabilecek mekanizmalar geliştirmiştir ve bazı bitkiler için sodyum gerekli bir besin olarak görünmektedir. Halofitlerin adaptasyonu farklılık gösterir. Çoğu halofitte bir sodyum-potasyum pompasının hücrelerde düşük sodyum konsantrasyonu sağlamasında önemli rol oynadığı, bunun aynı zamanda bitkiye yeterli düzeyde potasyum sağladığı sanılmaktadır. Bazı türlerde pompa primer olarak kök hücrelerinde çalışmakta, sodyumu dış ortama geri pompalanırken potasyum ise kök içerisine pompalanmaktadır. Bu mekanizmanın etkili biçimde çalışması için toprak çözeltisinde kalsiyum (Ca^{2+}) iyonlarının bulunması gerektiği düşünülmektedir.

Diğer halofitler kökleri ile sodyumu alır, ancak sonrasında ya dışarı salgılar ya da gövdenin canlı sitoplazmasından izole eder. *Salicornia*'da (deniz börülcesi) yaprak hücrelerinin tonoplastlarında (vakuolar membranda) bir sodyum-potasyum pompası (veya bunun bir varyantı) görev yapar. Sodyum hücre içerisine girer ancak hemen vakuole pompalanarak sitoplazmadan izole edilir. Bu tür bitkilerin vakuolde çözünür madde konsantrasyonu dış ortamdan yüksektir ve köke su girişi için

gereken ozmotik potansiyel bu şekilde sağlanır. Başka bir generada tuz, yaprakta hücreler arası boşluğa pompalanır ve sonra da bitkiden dışarı salgılanır. *Distichlis palmeri*'de (Palmer otu) tuz, özelleşmiş hücrelerce (stomata değil) yaprak yüzeyine salgılanır. *Atriplex*'de (tuz çalısı) özel tuz bezelerinde konsantre edilerek keselere pompalanır. Keseler tuz biriktikçe genişler ve sonunda patlar. Yağmur veya akan sular tuzu yıkayarak uzaklaştırır.

Halofitler, sadece bitkilerin osmoregülatör mekanizmalarının aydınlatılmasında değil, aynı zamanda ticari üretim potansiyellerinden dolayı son zamanlarda ilgi odağı haline gelmiştir. Gıda ihtiyacının sürekli arttığı bir dünyada toprak tuzluluğundan dolayı oldukça geniş alanlar tarımsal amaçlı kullanıma uygun değildir. Örneğin 30.000 kilometreden fazla çöl sahili ve potansiyel su kaynakları bitkiler için çok tuzlu olan yaklaşık 400 milyon hektar çöl bulunmaktadır. Bunun yanı sıra her yıl yaklaşık 200.000 hektarlık sulu tarım arazisi artık tarım yapılamayacak düzeyde tuzlanmaktadır. Kuru tarım toprakları batı Birleşik Devletlerde olduğu gibi fazla sulandığında sulama suyundaki tuz toprakta birikir. Bu birikim, hem toprak yüzeyinden buharlaşma, hem de bitkilerden terleme yolu ile saf su uzaklaşırken, geride çözünür maddenin bırakılmasından kaynaklanır. Uzun yıllar boyunca toprağın tuz konsantrasyonu sürekli artar ve sonuçta çoğu bitkinin dayanamayacağı düzeylere gelir. Yakın doğunun antik uygarlıklarının çöküşü toprakların aşırı sulanmasından ötürü tuzluluğun artarak gıda üretiminin bu bölgede imkansız hale gelmesinden kaynaklandığı sanılmaktadır.

Sulanan tarım arazilerin kullanım süresini uzatma ve terkedilmiş alanları tarıma açmanın bir yolu üretimde kullanılan bitki çeşitlerinin tuza dayanıklılık için ıslah edilmesidir. Ancak bu amaçla yapılan çalışmalardan şimdiye kadar çok az fayda sağlanabilmiştir. Genetik mühendisliği gibi diğer yaklaşımlarla sınırlı başarı sağlanmıştır. Bunun nedeni, şimdiye kadar bir genin değiştirildiği halde, tuz toleransının bir dizi fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler prosesleri içeren multigenik bir özellik olmasıdır. Bununla birlikte, halofitleri verimli yapabilmek adına çalışmalar devam etmektedir.

(a) *Atriplex* (tuz çalısı) potansiyel olarak üretimi yapılabilecek bir bitki olarak değerlendirilmektedir.

(b) *Atriplex* yaprağının yüzeyi. Tuz, yaprak dokusundan dar cidarlı sap hücresi ile, iri ve genişleyebilen kese hücrelerine pompalanır.

KOMPOST

Tarım kadar eski bir uygulama olan kompostlaştırma, organik çöpün gübreye dönüştürüldüğü dikkat çekici bir uygulamadır. Başlangıç malzemesini toplanan herhangi tipte organik madde – yapraklar, mutfak çöpi, hayvan dışkısı, saman, çim artıkları, kanalizasyon çamuru, talaş artığı – ve normalde bulunan bakteri popülasyonu ve diğer mikroorganizmalar oluşturur. Bunların dışında sadece oksijen ve neme ihtiyaç vardır. Organik maddenin öğütülmesi mutlak anlamda gerekli değildir, ancak mikrobiyel parçalanma için yüzey alanını arttırdığından süreci hızlandırır.

Kompost yığnında mikrobiyel büyüme hızlanarak artar ve bu sırada ısı açığa çıkar. Organik maddenin dış katmanları yalıtım görevi yaptığından açığa çıkan ısı kolayca kaybolmaz. Büyük bir yığnında (örneğin 2 metre x 2 metre x 1,5 metre) içerideki sıcaklık yaklaşık olarak 70°C'ye çıkar; küçük yığnlarda genelde 40°C'ye ulaşır. Sıcaklık arttıkça dekompoze edicilerin popülasyonu da değişerek önceki organizmaların yerini termofilik ve termotolerant formlar alır. Önceki formlar öldüğünde bunların organik maddesi de ürüne katılır. Sıcaklık artışının faydalı bir yan etkisi de, örneğin kanalizasyon çamurunda olduğu gibi, ortamda bulunabilecek yaygın patojenik bakterilerin yanı sıra

kistleri yumurtaları ve diğer olgunlaşmamış bitki ve hayvan parazitlerinin büyük bölümünü yok etmesidir.

Geçen zaman süresince kompost yığnında pH değişimleri de oluşur. Başlangıç pH'ı hafif asidik olup yaklaşık olarak 6,0 değeri ile bitkisel sıvıların değerine yakındır. Ayrışmanın erken aşamalarında, organik asit üretimi ortamı daha da asitleştirerek pH'ı yaklaşık 4,5 ile 5,0'a indirir. Ancak sıcaklık arttıkça pH'da artar ve kompostlaşmış materyalin pH'ı hafif alkali değerlere gelir (7,5 ile 8,5).

Kompostlaştırmada önemli bir faktör (tüm biyolojik gelişim süreçlerinde olduğu gibi) karbonun azota olan oranıdır ve bu değer yaklaşık 30:1 (ağırlıkça) olması arzu edilir. Eğer C/N oranı çok yüksek olursa mikrobiyel büyüme yavaşlar; çok düşük olursa da azotun bir bölümü amonyak formunda kaybolur. Kompost materyali hafif asidik olduğunda pH dengelemesi için kireç (kalsiyum karbonat) ilavesi yapılabilir; ancak gereğinden fazla ilave edilirse azot kaybını arttırabilir.

Kaliforniya, Berkley'de belediye kompost yığınlarında yapılan araştırmalarda yeterli nem ve havalandırma ile büyük yığınlarda kompostlaşmanın iki hafta içerisinde tamamlanabildiği gösterilmiştir. Buna karşın kış mevsiminde sürecin tamamlanabilmesi için üç ay veya daha uzun zaman gereklidir. Kompostlaşma süreci tamamlanmadan toprağa kompost uygulanırsa, toprakta bulunan çözünür azotu geçici bir süre için tüketebilir.

Bitki artıklarını büyük ölçüde azalttığından çöpün bertaraf edilmesinde kompostlaştırma oldukça yararlıdır. Örneğin Scarsdale, New York'ta belediye mücavir alanı içerisinde toplanan yaprakların hacmi kompostlaştırılarak beşte birine azaltılmıştır. Aynı zamanda havalanma ve su tutma kapasitesi gibi toprak koşullarını iyileştirici bir ürün elde edilmiştir. Ancak kimyasal analizler zengin bir kompostun genelde kuru madde üzerinden sadece yüzde 1,5 ile 3,5 azot, yüzde 0,5 ile 1,0 fosfor ve yüzde 1,0 ile 2,0 potasyum içerdiğini ve bunların ticari gübrelerden çok daha az olduğunu göstermiştir. Buna rağmen ticari gübrelerden farklı olarak kompost bitkilerce ihtiyaç duyulan tüm elementlerin kaynağı olabilir. Kompost toprakta ayrışmaya devam ettiği sürece içerdiği besinleri sürekli ve dengeli bir şekilde toprağa kazandırır.

Günümüzde kompost üretiminin arkasındaki itici gücü çöpün bertarafında maliyetlerin artması ve uygun bertaraf alanlarının – çevreyi olumsuz etkilemeyecek ve sularımızı kirletmeyecek alanların – giderek daha zor bulunmasıdır. Ne yazık ki kompost üretimi, ticari tarımsal faaliyetlerde kullanılan gübre üretiminin yerini almaktan ekonomik anlamda çok uzaktır.

Bitki Besleme Bilimi

Tarımı yapılan bitkiler için mutlak gerekli inorganik besin elementleri üzerine yapılan araştırmalar – özellikle optimal verim için gereksinim duyulan besin miktarı ve farklı toprakların besin sağlama kapasiteleri – tarla tarımı ve bahçecilikte büyük pratik değere sahiptir. Dünya çapında gıda ihtiyacı sürekli arttığından bu tür araştırmalara duyulan gereksinim şüphesiz devam edecektir.

Topraktaki Eksiklik ve Toksisite Sorunlarına Çareler Aranıyor

Optimum-altı toprakların iyileştirilmesi ve bitkisel üretimin sağlanması için, gübrelerle besin eklenmesi, kireçleme ile pH'ın yükseltilmesi veya su ile yıkanarak fazla tuzun uzaklaştırılması ile toprakların modifiye ve manipüle edilmesi, elimizdeki tek seçenek olmayabilir. Bitki ıslahı, biyoteknoloji ve bitki besleme ile ilgili bilgi ve teknikler kullanılarak, besin eksikliği olan ortamlarda

yetiřebilen daha iyi adaptasyona sahip bitki türleri seçilebilir ve geliştirilebilir. Bu araştırmanın geçerlilięi tarım yapılan bir topraktan oldukça farklı beslenme düzeyine sahip doğal toprak ortamında yetiřebilen yabancı bitkilerin varlığı ile doğrulanabilir. Ortam pH'ının 4,0'dan daha düşük olabildięi *Sphagnum* bataklıkları ve potansiyel olarak toksik metallerin genelde yüksek konsantrasyonlarda bulunduęu terkedilmiş maden alanları bu tür optimum-altı ortamlar için örnek verilebilir.

Fitoremediasyon stratejisinin bir parçası olarak eski döküm, metal işleme ve nükleer silah fabrikalarının çevresinde ve dięer kirli alanlarda toprak restorasyonu için çinko, nikel, kadmiyum ve kurşun gibi potansiyel toksik metallerin yüksek konsantrasyonlarını tolere edebilen bitkiler araştırılmaktadır (bkz. Figür 1-13). **Hiperakümülatör** olarak bilinen bitkiler gövdelerinde, özellikle de yapraklarında fitotoksik hasar oluşmaksızın olağanüstü düzeylerde (hiperakümülatör olmayanlardan 100 ila 100 kat daha yüksek konsantrasyonlarda) ağır metal biriktirdiğinden büyük ilgi uyandırmaktadır. Hiperakümülatörler özellikle ağır metallerin detoksifikasyonu ve sekestrasyonunda oldukça etkindir. Bu prosesler tercihen mezofil hücrelerindeki fotosentetik aparata en az hasarı vermek adına epidermis, trikoma ve yaprak kutikülünde gerçekleşir.

Hiperakümülatör olan ve olmayan bitkilerle yapılan araştırmalar, hiperakümülyasyonda anahtar rolü bulunan aşamaların sadece özel genlerle değil, her iki türde bulunan ancak ifade ve regülyasyonu farklı olan genlerle de yönetildiğini göstermiştir. Hiperakümülatörlerde ağır metallerin alımı, ksilem üzerinden gövdeye hızlı ve etkin şekilde taşınımı ve yapraklarda sekestrasyonu, hiperakümülatör olmayan bitkilerde de bulunan kısmen aynı genlerin aşırı ifadesine bağlıdır. Gövdede yüksek ağır metal konsantrasyonunun otçul hayvan ve patojenlere karşı savunmada rol oynadığı kabul edilmektedir.

Kapalı tohumlulardan 450'ye yakın tür ağır-metal hiperakümülatörü olarak belirlenmiştir ki bu bilinen tüm türlerin yüzde 0,2'sinden azdır. Bunların da yaklaşık yüzde 25'i hardal familyasından olup, (Brassicaceae) en fazla sayıda çalışma aynı familyanın iki üyesi olan *Thlaspi caerulescens* ve *Arabidopsis halleri*'de yürütülmüştür. Mera alanlarında *T. Caerulescens* veya *A. Halleri* bir kez yetiştirilip hast edildiğinde, onlarca yıllık kadmiyumca-zengin fosfatlı gübre uygulamasından gelen kadmiyum akümülyasyonuna eşdeğer oranda kadmiyum kaldıracığı hesaplanmıştır. Hızlı büyüyen nikel akümülatörleri *Alyssum bertolonii* (Brassicaceae) ve *Berkheya coddii* (Asteraceae) nikel fotoremediasyonu, *Pteris vittata* ise arseniğin uzaklaştırılması için ümit vaat etmektedir (sayfa 391). Fitoelektrotransfeksiyon için hiperakümülatör kullanımının en başarılı olduęu ticari girişimler nikel ve arsenik'te olmuştur.

Daha farklı bir sorun da bitkileri belirli metalleri tolere edebilir hale getirmektir. Topraktaki en yaygın metal olan alüminyum dünyada ekilebilir alanların yüzde 30 ila 40'ında, en fazla da toprakların asidik olduęu tropik bölgelerde tarımsal sorumlara neden olur. Alüminyum asidik olmayan topraklarda çözünmez bileşiklerin içerisinde hapsolmuş durumdadır, ancak asidik topraklarda çözünür hale gelir (Al^{3+}) ve köklerce alınarak hızla büyümeyi ve kök uçlarının uzamasını durdurur. Alüminyum, köklerin şiddetli biçimde zararlanmasına neden olarak iyon ve su alımının zayıflamasına yol açar. Çoęu bitki türünde alüminyuma dayanıklılık, Al^{3+} 'u bağlayarak köklerin kolayca alamayacağı kompleksler oluşturan organik anyonların salgılanmasına bağlıdır. En yaygın anyonlar malat ve sitrat olup bunların salgılanması genelde kök uçları ile sınırlıdır ve salgı yanıtının tetiklenmesi için ortamda Al^{3+} 'un bulunması gerekir. Tahıl ve tahıl olmayan türlerde Al^{3+} 'a dayanıklılıęa katkı yapan birkaç gen tanımlanmıştır. Bu genler, plazma membranı üzerinde bulunan, Al^{3+} ile aktive olarak malat ya da

Biyolojik azot bağlanması manipülasyonu aynı zamanda azot kullanım etkinliğinin artırılması için büyük potansiyel sunar. Bu araştırma alanındaki yaklaşımlardan biri baklagillerin *Rhizobium* veya *Bradyrhizobium* ile kurduğu ilişkinin, örneğin hem baklagil hem de bakterinin genetik taraması ile,

etkinliğinin arttırılmasına dayanır. Bu tür taramalar belirli çevresel şartlarda arttırılmış azot bağlanması ile sonuçlanabilecek kombinasyonların tanımlanmasını sağlayabilir. Bu, baklagillerde fotosentetik etkinliğin arttırılarak bakteriyel azot bağlanması ve büyüme için daha çok karbonhidrat eldesi ile sağlanabilir. Ancak azot bağlanması için önemli miktarda enerjiye gereksinim vardır ve bağlanmanın arttırılması gövdenin üretkenliği pahasına olacaktır.

İkinci araştırma yaklaşımı, serbest-yaşayan ve endofitik azot-bağlayıcı bakteriler ile tahıllar arasında daha fazla ve daha etkili bir ilişkinin geliştirilmesidir. Tahılların seçilmiş endofitik rhizobia türleri ile inokülasyonunun sağladığı yararlar Mısır'da Nil deltasında araştırılmıştır. Çeltik ve buğday tahıllarında verim, bu tür "biyogübreler" kullanılarak, sadece inorganik gübrelere kıyasla yüzde 30'dan fazla arttırılmıştır. Bu aynı zamanda, inorganik gübre kullanımından daha düşük maliyetle ve daha az çevre kirliliği ile başarılmıştır.

Muhtemelen en heyecan verici araştırma yaklaşımı genetik mühendisliğinden gelecektir. Azot bağlanması için gerekli olan *nif* genlerinin modifikasyonu ve bu genlerin azot bağlayamayan bakterilere aktararak bakterilerin azot bağlayıcı forma transformasyonu buna örnek olarak verilebilir.

ÖZET

Bitkiler Büyüme ve Gelişme İçin Makrobesinlere ve Mikrobesinlere Gereksinim Duyar

Çoğu bitki normal bir büyüme için 17 inorganik besine gereksinim duyar. Bunlardan karbon, hidrojen ve oksijen hava ve sudan karşılanır. Diğerleri kökler tarafından iyon formunda absorbe edilir. Bu 17 element ihtiyaç duyuldukları miktarlara göre makrobesinler veya mikrobesinler olarak sınıflandırılır. Kükürt, fosfor, magnezyum, kalsiyum, potasyum, azot, hidrojen, karbon ve oksijen makrobesinlerdir. Molibden, nikel, bakır, çinko, mangan, bor, demir ve klor mikrobesinlerdir. Alüminyum, kobalt, sodyum, selenyum ve silikon gibi bazı inorganik besinler sadece belirli organizmalar için mutlak gereklidir ve faydalı elementler olarak anılırlar.

İnorganik Besinler Hücrelerde Çok Sayıda Önemli Rol Oynar

İnorganik besinler ozmozü regüle eder ve hücre geçirgenliğine etki yapar. Bazıları aynı zamana hücrelerin yapısal bileşenleri, kritik metabolik bileşiklerin bileşenleri ve enzimlerin aktivatör ve bileşenleri olarak hizmet eder. Mutlak-gerekli besinler yeterli miktarlarda sağlanmadığında bu işlevler sekteye uğrar ve sonuçta sap ve yaprak boyunun ksalmasına, dokularda lokalize ölümlere (nekrozlar) ve yaprakların sararmasına (kloroz) neden olur.

Topraklar Bitkilerin Büyümesi İçin hem Kimyasal hem de Fiziksel Ortamı Sağlar

Maksimum bitkisel üretimin için gereken inorganik besin, su ve diğer koşulların sağlanmasında toprakların kimyasal ve fiziksel özellikleri kritik öneme sahiptir. Kayaçların ayrışması ve mineraller toprakların inorganik bileşenlerini sağlamaktadır. Topraklar, inorganik besinlere ek olarak, organik madde ve değişen oranda su ve gazlarla dolu por boşluklarını bulundurur. Bütün topraklarda – A, B ve C olarak adlandırılan - en az üç katman, veya horizon bulunur. A horizonu, humus ve çok sayıda canlı organizmayı da içeren toprak organik maddesinin büyük bölümünü içerir. Tınlı topraklar kum, silt ve kil'i ideal tarım topraklarını oluşturan oranlarda içerir. Tarımsal üretimde bitki büyümesini

sınırlayan ve aynı zamanda gübre olarak toprağa en fazla uygulanan besinler azot, fosfor ve potasyumdur.

Bitkilerin Gereksinim Duyduğu Elementler Lokal ve Global Anlamda Yeniden Döngüye Sokulur

Mutlak-gerekli inorganik besinlerin her biri organizmalar arasında ve organizmalar ile çevre arasındaki karmaşık döngüler içerisinde sirküle edilmektedir. Besin döngüleri hem canlı organizmaları hem de bunların yaşadığı fiziki ortamı kapsadığından aynı zamanda biyojeokimyasal döngüler olarak adlandırılır. Besin döngülerinden sızmalar olabilir, örneğin toprağa geri dönen besinlerin tamamı bitki kullanımına elverişli duruma geçmez.

Azot Döngüsündeki Amonifikasyon, Nitrifikasyon ve Denitrifikasyon Toprak Bakterilerince Yürütülür

Azotun toprakta içerisinde, bitki ve hayvan gövdesinde ve sonra yine toprak içerisindeki sirkülasyonu azot döngüsü olarak bilinir. Toprak azotunun büyük bölümü bitki ve hayvan kökenli organik madde tarafından sağlanır. Bu maddeler toprak organizmalarınca dekompoze edilirler. Amonifikasyon – azot-içeren bileşiklerden amonyum iyonlarının (NH_4^+) serbest bırakılması – topraktaki bakteri ve mantarlar tarafından gerçekleştirilir. Nitrifikasyon, amonyak veya amonyum iyonlarının nitrit veya nitrat oluşturmak üzere oksitlenmesidir. Bir bakteri amonyağın nitrite oksitlenmesinden sorumluyken, bir diğeri ise nitritin nitrate oksitlenmesinden sorumludur. Azot, bitkiye neredeyse tamamen nitrat formunda girer. Topraktan azot kaybının en önemli nedeni denitrifikasyondur. Azot aynı zamanda bitki alımı, toprak erozyonu, yangınlar ve yıkanma ile de kaybedilir.

Azot Bağlanması Azot Döngüsünde Büyük Öneme Sahiptir

Toprakta eksilen azot, N_2 'nin amonyuma indirgenerek amino asitler ve diğer azotlu bileşiklere bağlandığı azot bağlanması prosesi ile yeniden tamamlanır. Biyolojik azot bağlanması sadece, baklagillerle simbiyotik yaşayan bakteriler (*Rhizobium* ve *Bradyrhizobium*), bunların dışında serbest-yaşayan bakteriler ve baklagil olmayan birkaç tür ile simbiyotik ilişkisi olan aktinomisetler (*Frankia*) tarafından gerçekleştirilir. Azot-bağlayan en etkin bakteriler bitkilerle simbiyotik ilişkisi olan ve enfekte olduğunda kök nodülü oluşturan bakterilerdir. Azot-bağlayan bazı bakteriler, endofit olarak, konukçu bitkinin hücreler arası boşluklarında ve ksilem kanallarında yaşam alanı bulurlar. Tarımsal faaliyetler sırasında bitkiler topraktan kaldırıldığında, azot ve diğer elementler, doğal ekosistemlerdeki gibi yeniden döngüye sokulmaz ve bu elementlerin organik veya inorganik formda yeniden ilave edilmesi gerekir.

Fosfor Döngüsü Oldukça Lokalizedir

Fosfor döngüsü, fosforun yeniden ilavesinde kullanılan rezervin atmosfer yerine yer kabuğu olmasından ötürü, azot döngüsünden farklıdır. Toprak çözeltisindeki fosforun büyük bölümünün kaynağını, uzun zaman sürecinde ayrıışan kayaç ve mineraller oluşturur. Fosfor bitkilerden hayvanlara sirküle edilir ve toprağa organik formda döner. Daha sonra mikroorganizmalarca inorganik forma çevrilerek bitkilere elverişli hale getirilir. Karasal ekosistemlerde bir miktar fosfor yıkanma ve erozyonla kaybedilse de bu kayıp genellikle ayrıışan kayaçlar sayesinde giderilir. Fosforun en önemli

inorganik formu olan fosfatın alımı için bitkilerin birkaç stratejisi vardır: hızlı kök büyümesi, mikorizal mantarlarla simbiyöz oluşumu ve kümelenmiş kökler.

İnsan Aktiviteleri Geçmişte Bazı Besin Döngülerine Şiddetli Etkiler Yapmıştır

Besin döngülerine verilen zararların çoğu, üstel hızlarda artan insan nüfusunu yeterince besleyebilmek ile ilişkilidir. Bitkilerin uzaklaştırılması ve artan toprak erozyonu topraklardan fosfor kaybını hızlandırmıştır. Denitrifikasyonun süre geldiği bataklık ve sulak alanlar tahrip edilmektedir. Doğal ekosistemden tarım sistemine çevrilen topraklar, yerel bitki türleri için yeterli miktarlarda besine sahip olduğu halde, çoğu zaman ticari bitkilerin üretimi için yeterli besin içermez.

Bitki Besleme Araştırmaları Tarım İçin Büyük Pratik Öneme Sahiptir

Bitki ıslahı ve bitki besleme konularında edinilen bilgiler ve teknikler, besin eksikliği şartlarına daha iyi adapte olan ve daha iyi büyüeyebilen bitki türlerinin seçilmesinde ve geliştirilmesinde kullanılmaktadır. Ağır metalleri normalden çok daha yüksek konsantrasyonlarda biriktiren hiperakümülatörler tanımlanarak eski döküm, metal işleme ve nükleer silah fabrikalarının çevresindeki toprakların restorasyonu için kullanılmaktadır. Bakteri ve baklagil kombinasyonları özel ortamlarda yüksek azot bağlanması için genetik taramadan geçirilmektedir. Genetik mühendisliği, bir organizmadan diğerine azot bağlanması için gerekli genlerin aktarımını olası kılmaktadır.

SORULAR

1. Aşağıdakilerin kendi içindeki veya aralarındaki farklar nelerdir: mikrobeyinler, makrobeyinler ve faydalı elementler; A horizonu, B horizonu ve C horizonu; nekroz ve kloroz; tarla kapasitesi ve sürekli solma yüzdesi; amonifikasyon, nitrifikasyon ve denitrifikasyon; simbiyotik azot-bağlayan bakteri ve serbest-yaşayan azot-bağlayan bakteri; sınırlı nodüller ve sınırsız nodüller.
2. Tınlı toprakların hangi özellikleri bunları ideal tarım toprakları yapar?
3. Toprak parçacıklarının etrafındaki gözenek hacmi bitkilere elverişli suyun miktarına nasıl etki yapar?
4. Katyon değişimi bitkiler için neden önemlidir?
5. Baklagil köklerinde nodül oluşturan olaylar dizisini anlatınız.
6. Bazı bitkiler alüminyumu hiperakümüle eden, bazıları ise alüminyuma dayanıklı bitkilerdir. Birinin diğerinden nasıl ayrıldığını açıklayınız.